

Optimización del comportamiento

LUIS M. BAUTISTA Y ESTEBAN FERNÁNDEZ-JURICIC

5.1. Introducción

Desde los trabajos iniciales de MacArthur y Pianka (1966) sobre comportamiento óptimo en ambientes fragmentados, los trabajos de Emlen (1966), Pulliam (1974) y Schoener (1971) sobre selección óptima de dieta y de Charnov (1976) y Parker y Stuart (1976) sobre el valor marginal de un recurso, se ha admitido que los animales son capaces de optimizar el comportamiento. La hipótesis de que el comportamiento en determinadas circunstancias se optimiza ha sido exitosa en la comprensión y predicción de multitud de conductas durante varias décadas de investigación (Stephens y Krebs 1986; Schoener 1987; Perry y Pianka 1997; Vásquez y Kacelnik 1998; Sih y Christensen 2001; Morris y Mukherjee 2007). El éxito de esta hipótesis se debe a que mediante modelos matemáticos sencillos ha sido posible explicar o predecir pautas de comportamiento que anteriormente se consideraban aleatorias y ajenas al análisis numérico. Algunos ejemplos clásicos de estudios de optimización del comportamiento son las descripciones del comportamiento sexual en moscas (Parker 1970a), del tipo y cantidad del alimento que se ha de transportar a un lugar central (Orians y Pearson 1979) y del tiempo que se ha de permanecer en una parcela buscando alimento (Kacelnik 1984), así como la elección del mejor lugar de alimentación en competencia con otros individuos (Fretwell y Lucas 1969).

Aunque sea un fenómeno que se produce a corto plazo, el comportamiento óptimo podría evolucionar de manera similar al resto de los caracteres, principalmente por su influencia en la maximización de la eficacia biológica, mediante selección natural de la capacidad de optimización. Numerosos estudios demuestran que la capacidad de optimizar el comportamiento es heredable y está sujeta a la selección natural (Stephens y Krebs 1986; Parker y Maynard Smith 1990; Cezilly *et al.* 1991; Lemon 1993; Morris y Davison 2000; Catania y Remple 2005; Gibbons *et al.* 2005; Persson y Stenberg 2006). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre optimización del comportamiento no estiman dicha heredabilidad y asumen que debe existir una relación positiva entre la optimización del comportamiento que se está estudiando y la eficacia biológica del individuo.

EN: CARRANZA, J. (ed.). *Etología adaptativa: El comportamiento como producto de la selección natural*. UCOPress y Publicaciones de la Universidad de Extremadura, Córdoba, pp. 155-193. 2016.

La ausencia de comprobación se debe a que la escala de tiempo y espacio del comportamiento estudiado suele ser muy inferior al ciclo vital del individuo, por lo que no se comprueba si por ejemplo las diferencias individuales en la optimización del comportamiento están asociadas a diferencias en el éxito reproductor del individuo y su descendencia.

El grado de utilidad que tiene el comportamiento también puede medirse a corto plazo, identificando el principal objetivo (alimentarse, aparearse, protegerse, migrar, etc.) y el beneficio inmediato que reporta al animal que ejecuta una pauta de comportamiento (energía, nutrientes, cópulas, huida de un predador, etc.). Este beneficio puede ser mayor o menor en función de cómo se comporte el individuo. La *optimización del comportamiento* se produce cuando se obtiene la mayor cantidad de un recurso al menor coste posible. El comportamiento puede optimizarse en distintas dimensiones (competencia, riesgo de depredación, motivación sexual y reproductora) de manera simultánea (Maynard Smith 1982). El *recurso* que se obtiene puede ser energía en el caso de la alimentación, número de descendientes en el caso de comportamientos de apareamiento, tiempo de vida en el caso de conductas antipredatorias, etc. Por simplicidad en este texto nos referiremos a la optimización en la obtención de un recurso sin distinguir entre tipos de comportamiento, pero presentando ejemplos empíricos extraídos de la literatura.

La popularidad que ha tenido la optimización en la investigación del comportamiento ha inducido a que con frecuencia se olvide que se trata tan solo de una hipótesis. Existen limitaciones lógicas para aceptar que un animal sea capaz de tomar decisiones óptimas en cualquier circunstancia, dado que se requieren características improbables de encontrarse en los animales, como son por ejemplo disponer de información completa y perfecta, tener capacidad de decisión y tiempo para decidir. Estos límites hacen que sea cuando menos sorprendente que el comportamiento animal pueda describirse como óptimo cuando el proceso de toma de decisiones no se puede considerar estrictamente racional en animales (Adler y Kotar 1999; Hurley y Nudds 2006; Kacelnik 2006). El mismo proceso se podría expresar de manera contraria: asombra que los animales no tomen decisiones racionales en experimentos de laboratorio sencillos, en los que disponen de información, tiempo y entrenamiento (por ejemplo: Shafir *et al.* 2002). Por tanto, el proceso de toma de decisiones que resulta en pautas de comportamiento óptimas dista de ser comprendido plenamente, quizás por que aplicamos al estudio del comportamiento animal un concepto racional de optimalidad, cuando los animales podrían emplear otro de optimalidad limitada (Houston *et al.* 2007), más sencillo de aplicar. Para una explicación actual de los procesos de tomas de decisiones y cognición animal véase el capítulo 16. Aquí se presenta la optimización del comportamiento tal y como se ha desarrollado históricamente, indicando los contextos en los que tiene éxito y los límites que tiene su aplicación.

De manera general, existen restricciones y excepciones frecuentes debido a circunstancias en las que optimizar el comportamiento no es factible. Los animales no tienen por qué optimizar el comportamiento cuando el coste de lograrlo excede la capacidad del animal para aprovechar los beneficios. Por ejemplo, el

aprovisionamiento óptimo de alimento implica reunir la máxima cantidad de alimento disponible en el menor tiempo y al menor coste. Sin embargo, la capacidad de procesamiento del aparato digestivo limita la utilidad de maximizar el aprovisionamiento. La elección de un tipo o cantidad de alimento en estas circunstancias puede depender tan solo de que *satisfaga* dichas necesidades, a pesar que esa elección no sea óptima en términos de cantidad de alimento y tiempo empleado en obtenerlo (van Gils y Piersma 2004; Van Gils *et al.* 2005a; Van Gils *et al.* 2005b). En general y cuando las circunstancias lo permiten, el comportamiento tiende a satisfacer más que a optimizar la obtención de los recursos (Carmel y Ben-Haim 2005). Ambas posibilidades (satisfacer y optimizar) dependen de la oferta de recurso, de la competencia por él y de la capacidad individual de aprovecharlo. La optimización prevalece en situaciones en las que se alcanza la capacidad de carga del hábitat, el recurso es escaso en relación a las necesidades del animal o su acceso está limitado (Morris y Mukherjee 2007), mientras que en situaciones de sobreabundancia o especialización extrema el comportamiento satisface más que optimiza la obtención de los recursos (Ward 1992; Nonacs y Dill 1993; Carmel y Ben-Haim 2005; Nolet *et al.* 2006). En general, los estudios de campo y laboratorio indican que los animales optimizan su comportamiento principalmente cuando hay un déficit en la disponibilidad del recurso (Myers 1983; Krebs y McCleery 1984; Stephens y Krebs 1986; Kacelnik 1987). En el caso de la búsqueda de alimento, es un hecho comúnmente observado que los modelos de optimización que asumen que los animales maximizan la ingestión de energía funcionan mejor cuando los animales tienen un déficit de energía y están hambrientos (Lemon 1991).

Muchos estudios que no pretenden la comprobación empírica de las predicciones de los modelos de optimización, los utilizan no obstante para organizar el proyecto de investigación, estableciendo las decisiones, *monedas* (*currencies*, en el original) y restricciones de las variables que se quieren registrar y sus relaciones en ecuaciones sencillas (Bautista 1997). Los modelos de optimización pueden usarse además cómo una herramienta heurística muy útil en la investigación científica del comportamiento (Williams 1966a), porque los análisis de optimización permiten establecer hipótesis explícitas y cuantitativas, reconociendo las implicaciones lógicas entre teoría y observación de los animales (Mangel y Clark 1988, p. 273). El interés en mejorar los modelos, incorporando factores como los requerimientos de nutrientes, el riesgo de depredación o los límites sensoriales hace que los estudios sean en ocasiones bastante complejos (Bautista *et al.* 1998) incluso para explicar la optimización del comportamiento en situaciones necesariamente sencillas. Dado que los animales utilizan reglas sencillas (el término original empleado para estas reglas sencillas es *rules of thumb*) que ofrecen resultados similares (Hutchinson y Gigerenzer 2005a, b) es posible que sea más conveniente modelar las *rules of thumb* que desarrollar modelos complejos (McNamara y Houston 2009).

El uso de métodos experimentales tanto en laboratorio como en libertad ha permitido establecer las relaciones entre las monedas principales de optimización del comportamiento (Ydenberg *et al.* 1994; Perry y Pianka 1997). Sin embargo, los avances en el estudio del comportamiento también se producen

cuando las observaciones no confirman las predicciones de los modelos y las diferencias entre las observaciones y las predicciones se emplean en la mejora de los modelos (Schoener 1971; Kacelnik 1993). Quizás uno de los usos más comunes de los modelos de optimización es servir de herramienta conceptual para la investigación del comportamiento, utilizando el concepto de optimización como hipótesis nula (por ejemplo, Stephens y Krebs 1986) en la búsqueda de explicaciones alternativas. Con independencia del motivo por el que se estudie el comportamiento mediante un modelo de optimización, debe tenerse presente que son modelos *normativos*, en los cuales las relaciones entre las variables se establecen por motivos lógicos basados en la supervivencia del individuo, a diferencia de los modelos *predictivos*, en los que las relaciones entre las variables se establecen en función de su capacidad de ajustarse a los datos empíricos. Un modelo normativo de optimización es por ejemplo maximizar la tasa neta de ingestión de energía, debido a que la supervivencia de un animal está relacionada positivamente con el aprovisionamiento de energía. Un modelo predictivo de optimización es por ejemplo distribuir el tiempo de aprovisionamiento de un recurso entre dos lugares de manera proporcional a la abundancia del recurso.

A continuación se presentan los elementos básicos de los modelos de optimización del comportamiento, para después ilustrar su aplicación a comportamientos solitarios o gregarios.

5.2. Componentes de los modelos de optimización del comportamiento

Los modelos de optimización del comportamiento se formulan a partir de tres elementos: monedas, decisiones y restricciones. Las *monedas* (*currencias* en la literatura internacional) suelen tener carácter general y se asume que están ligadas de manera directa o subsidiaria a la eficacia biológica, aunque la moneda la define el investigador porque la considera idónea para que el animal maximice el beneficio. Las monedas son expresiones sencillas que relacionan el valor o utilidad del recurso con los costes que ocasiona su obtención, empleando dimensiones mensurables como por ejemplo energía y tiempo. El investigador puede formular la moneda en otros términos biológicos, como por ejemplo número de cópulas por unidad de tiempo, tasa de agresiones, etc.

En un contexto sencillo de aprovisionamiento de alimento, se acepta que reunir más energía en menos tiempo es una regla (o *moneda*) plausible debido a que los requerimientos fisiológicos básicos se miden en esas dos dimensiones, y a que otros requerimientos energéticos importantes no relacionados de manera directa con la alimentación (defensa, reproducción, exploración, etc.) se pueden favorecer con esa moneda. Hace casi medio siglo que Schoener (1971) indicó las dos estrategias simples que resuelven el dilema de reunir el máximo alimento mientras se dedica el mínimo tiempo a alimentarse. Una manera es maximizar la cantidad de alimento en un periodo constante (comportamiento *maximizador de la energía*). Otra estrategia es obtener una cantidad fija de alimento en el menor tiempo posible (comportamiento *minimizador de tiempo*; por ejemplo:

Bergman *et al.* 2001; Schilman y Roces 2006). La maximización de la energía y la minimización del tiempo asumen que el recurso o el tiempo que se dedica a su obtención están limitados. En el caso de los herbívoros esta asunción podría no ser cierta todo el tiempo (Jeschke y Tollrian 2005). En general, ambas estrategias son equivalentes a la maximización de la tasa de ingestión de energía (Pyke *et al.* 1977; Stephens y Krebs 1986).

La tasa de ganancia de energía se puede expresar en términos de energía bruta cuando el gasto de energía sea irrelevante con respecto al tiempo necesario para ejecutar un comportamiento (e.g., Klaassen *et al.* 2007). Este caso suele ser infrecuente. Es más usual que la moneda de comportamiento se exprese en términos de la cantidad de recurso neto (energía obtenida menos energía gastada) conseguida por unidad de tiempo.

Es posible maximizar la tasa de ingestión de energía (bruta o neta) tanto si un animal se especializa en el consumo de alimentos de gran tamaño pero infrecuentes como si se especializa en el consumo de alimentos de tamaño mínimo pero de presencia ubicua o casi constante y cuyo tiempo de manejo sea mínimo. Un ejemplo de este segundo extremo se ha observado en el topo de nariz estrellada (*Condylura cristata*, Catania y Remple 2005) que, a diferencia de otras especies de topos, es capaz de alimentarse con invertebrados de tamaño diminuto gracias a la adaptación morfológica del sistema olfativo (Figura 5.1) que le dota de gran

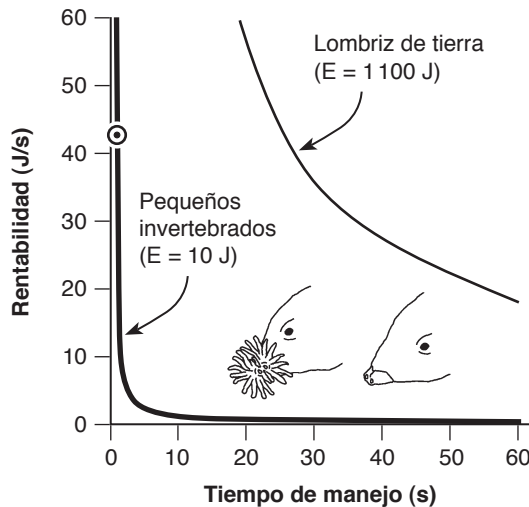


Figura 5.1. El topo de nariz estrellada *Condylura cristata* (izquierda) ha adaptado el apéndice nasal en comparación con otros topos (derecha: *Scalopus aquaticus*), de manera que le resulta rentable alimentarse con presas minúsculas (10 J) gracias a que necesita solo 0.227 s para manejarlas (diana). Tiempos de manejo más largos disminuyen abruptamente la rentabilidad de las presas minúsculas (línea negra gruesa). El topo de nariz estrellada también consume lombrices de tierra que tienen mayor energía y un descenso menos abrupto de rentabilidad (línea negra fina), de manera similar a otras especies de topos. Una lombriz tiene más energía (1100 J), pero no es tan rentable para el topo de nariz estrellada como las presas pequeñas. La especialización del apéndice combinada con la mayor frecuencia de presas de pequeño tamaño le permite sobrevivir en ausencia de lombrices. Figura redibujada a partir de la original (Catania y Remple 2005).

rapidez para localizarlas e ingerirlas. En condiciones experimentales controladas los topos consiguen ingerir fragmentos de lombriz (diámetro: 0.8-2.0 mm) a una velocidad promedio de un fragmento cada 0.227 ms. Esa velocidad confirió a estas presas una *rentabilidad* de $P=44$ J/s, calculada como $P=E/Th$ y siendo E la energía de 10 J asimilada en cada fragmento y Th el tiempo empleado en el manejo y la ingestión (0.227 s). La *rentabilidad* (“profitability”, P en el original inglés) aumenta a medida que se reduce el tiempo de manejo (ver por ejemplo la línea negra gruesa en la Figura 5.1). La tasa de ganancia en cambio divide la energía también por el tiempo de búsqueda del alimento (T_s), de manera que la tasa es $E/(Th+T_s)$. Cuando las presas de tamaño mínimo son abundantes el topo de nariz estrellada las localiza con un tiempo de búsqueda muy breve, lo que hace que la tasa con pequeños animales pueda superar a la que se obtendría especializándose en lombrices, uno de los alimentos típicos de los topos. Además, aunque las lombrices fueran abundantes su *rentabilidad* estaría limitada por el tiempo de manejo, siempre mayor que el de las presas diminutas.

Otra moneda es la eficiencia, la cual propone que el comportamiento se ajusta a la relación entre la cantidad de energía neta obtenida por unidad de energía gastada, de manera que se favorecen pautas de comportamiento *eficientes* (McNamara y Houston 1997). Esta moneda tiene en consideración que los animales tienen limitada su capacidad de gasto energético por los ciclos bioquímicos de generación de energía. Los recursos que requieran para su obtención un gasto energético por unidad de tiempo superior al máximo impuesto por las restricciones fisiológicas serían descartados. Los insectos son el grupo de animales donde la moneda de la eficiencia explica con más frecuencia la optimización del comportamiento (por ejemplo, Schmid-Hempel *et al.* 1985). Las tres monedas suelen utilizar en la literatura científica una terminología basada en las tasas bruta de ganancia ($b = \text{energía ingerida} / \text{tiempo}$) y gasto ($c = \text{energía gastada} / \text{tiempo}$; McNamara y Houston 1997), de manera que la tasa neta se calcula como $g=b-c$ y la eficiencia como g/c . Dependiendo de la situación, g puede ser neta ($c>0$) o bruta ($c=0$). En otros comportamientos la energía ingerida se reemplaza por la dimensión de interés (número de cópulas, tamaño de puesta, combates, etc.).

Cada una de estas monedas explica el comportamiento de un número de especies o situaciones, pero ninguna de estas tres monedas (tasa bruta, tasa neta y eficiencia) explica completamente, para todas las especies y en todas las situaciones, el comportamiento animal. La dificultad de plantear una moneda general se observa en una situación ideal en la que un animal tenga que elegir entre dos alimentos cuyo tiempo de consumo es idéntico, pero uno de los cuales le cuesta 1 unidad de energía y le ofrece 2 unidades de energía, mientras que el otro le ofrece 10 y le cuesta 9 unidades de energía. Desde el punto de vista de la tasa bruta, el segundo alimento es cinco veces mejor que el primero ($2<10$). Desde el punto de vista de la tasa neta, ambos alimentos son idénticos ($2-1=10-9$). Desde el punto de vista de la eficiencia, el primer alimento es preferible puesto que se obtiene más energía por unidad de energía gastada ($2/1>10/9$). El razonamiento sobre cual moneda es más apropiada en cada caso debe ser apoyada por análisis independientes en cada escenario ecológico y fisiológico. Existe una literatura abundante sobre las circunstancias en las que estas monedas o combinaciones

de ellas pueden explicar el comportamiento animal (e.g., Krebs y Kacelnik 1984; Schmid-Hempel *et al.* 1985; Stephens y Krebs 1986; Ydenberg *et al.* 1994; Houston 1995; Ydenberg y Hurd 1998; Houston y McNamara 1999) e incluso vegetal (McNickle *et al.* 2009), por lo que no se incide más sobre este punto en este capítulo, salvo para indicar que los animales podrían maximizar cualquiera de las monedas de manera facultativa en función de las circunstancias. Un ejemplo son las aves que transportan alimento al nido o hacia almacenes. En estos casos tienden a maximizar la tasa si el alimento es consumido nada más encontrarlo, pero pueden maximizar la eficiencia si han de transportarlo (Waite y Ydenberg 1994; Ydenberg *et al.* 1994).

Un desajuste entre la predicción de un modelo de optimización y la variable de comportamiento observada puede estar relacionada con una estima errónea de las energías y el período de tiempo que el animal tiene en cuenta al ejecutar un comportamiento y no necesariamente con una falta de optimización (Schmid-Hempel *et al.* 1985). El comportamiento óptimo tiene en cuenta no solo el tiempo y la energía gastados en el momento de obtener un recurso, sino también los empleados en su búsqueda y posterior utilización (Houston 1995; Cuthill y Houston 1997; McNamara y Houston 1997). Además, el comportamiento observado puede no ajustarse al óptimo debido a errores en el análisis. Por ejemplo, la cantidad de presas obtenidas por los albatros durante los vuelos de miles de kilómetros en búsqueda de presas primero se describió como subóptima (Weimerskirch *et al.* 2005), pero después se calificó como óptima tras un re-análisis de los datos (Sims *et al.* 2007).

Además de la moneda, un modelo de optimización tiene que indicar cuál de las múltiples decisiones que un animal realiza al comportarse será estudiada (variable de *decisión*). La *variable de decisión* es la que el animal puede fijar, como es por ejemplo la distancia de alejamiento desde un refugio para obtener el alimento o el tiempo que se exhibe para atraer a su pareja. La variable de decisión “distancia de alejamiento al refugio” puede ser utilizada para calcular la distancia óptima que maximice el *beneficio* de alimentarse. En ocasiones a cada decisión se la denomina *táctica* (por ejemplo, un animal puede elegir entre moverse y buscar activamente presas o bien detenerse y esperar a que las presas lleguen por sí mismas) y al conjunto de decisiones que maximizan el beneficio se le denomina *estrategia* (siguiendo con el ejemplo anterior, una estrategia posible sería buscar activamente a las presas hasta satisfacer las necesidades más urgentes y después esperar al acecho a la llegada de nuevas presas para aumentar las reservas corporales o un almacén).

La interacción entre decisiones consecutivas plantea la posibilidad de que el comportamiento se optimice en una serie de eventos y no de manera independiente en cada uno de ellos. Por ejemplo, una regla sencilla como mantener un nivel de reservas corporales se podría conseguir en principio mediante alejamientos frecuentes de breve duración y corta distancia al refugio o mediante alejamientos escasos y a mayores distancias en los que la ingestión de alimento sea mayor. En ocasiones, las variables de decisión son dinámicas, ya que el valor que les corresponde hoy (distancia al refugio, por ejemplo) influye en un estado

futuro (el nivel de reservas corporales mañana), que a su vez repercute en el valor de la variable al día siguiente (mayor alejamiento mañana si hoy el nivel de reservas es bajo). El modelo es estático cuando la decisión puede ser representada por una variable simple con eventos independientes, a diferencia de los modelos dinámicos que resuelven la optimización de una cadena de decisiones. Una revisión sobre los modelos estocásticos dinámicos aplicados a la optimización del comportamiento puede consultarse en Hutchinson y McNamara (2000).

La moneda y la variable de decisión se completan en un modelo de optimización con los límites o *restricciones* al comportamiento del animal. Es conveniente recordar que la moneda se maximiza dentro de ciertos límites de la variable de decisión. Los límites o restricciones son *internos* cuando vienen impuestos por la estructura física del animal, como por ejemplo ocurre con la cantidad máxima de energía que se puede emplear en obtener un recurso, cuando algunos mamíferos y aves detienen la búsqueda de alimento por la limitación de su capacidad digestiva (Hirakawa 1997; van Gils *et al.* 2003) o cuando la necesidad de algún nutriente o la concentración de una toxina impone una restricción en la selección del alimento que se busca (Belovsky 1978, 1981, 1984; Stephens y Krebs 1986). En las restricciones internas por limitaciones corporales se podrían incluir las debidas al sistema sensorial, que puede restringir la capacidad de obtener información sobre el recurso por unidad de tiempo (Fernández-Juricic *et al.* 2004), o limitar la capacidad de realizar asociaciones adecuadas entre el valor de un recurso y su percepción en situaciones novedosas (Sanderson *et al.* 2006) o limitar la capacidad de tomar decisiones óptimas cuando se sufren lesiones cerebrales (Aoki *et al.* 2006). Las restricciones *externas* imponen límites a la optimización del comportamiento debido a que existen restricciones a los desplazamientos y al tiempo que pueden emplear los animales en la obtención de un recurso. La temperatura ambiente o el riesgo de predación, por ejemplo, limitan los movimientos e imponen interrupciones en la búsqueda y obtención de un recurso. Resulta infrecuente que el comportamiento esté irrestricto, por lo que la aplicación de un modelo de optimización al estudio del comportamiento implica identificar las restricciones a las que el animal está sometido. En caso de no hacerlo, se puede concluir erróneamente que el animal que se estudia no es capaz de optimizar su comportamiento, cuando en realidad sí lo es (Owen 1993a, b; Ydenberg y Hurd 1998).

Los tres componentes de un modelo de optimización del comportamiento en general no son independientes, de manera que la moneda que se maximiza puede determinar la estrategia dentro de los límites que imponen las restricciones.

5.2.1. Teorema del valor marginal

En términos generales, cuando un recurso va disminuyendo como resultado de su uso llega un momento en que deja de ser rentable continuar, dado que el esfuerzo y/o el tiempo necesarios para utilizarlo pueden superar el beneficio que ofrece. Un ejemplo sencillo es una parcela sembrada con semillas en la que un grupo de aves se alimenta desenterrándolas. Con el paso del tiempo las semillas se encuentran con mayor esfuerzo debido a que su densidad va disminuyendo.

Debe existir un momento en el que ya no compense seguir alimentándose en esa parcela y sea mejor cambiar de parcela debido a que la tasa de ingestión va disminuyendo con el tiempo de permanencia. Desde el punto de vista del animal en el cálculo de la tasa de obtención de un recurso no solo incluye el tiempo transcurrido en la parcela, pues la distancia recorrida para llegar a la parcela implica también un gasto que se debe incluir en el cálculo de la tasa de obtención del recurso. Si el gasto del viaje es proporcional al tiempo empleado en realizarlo, la tasa de obtención del recurso se puede calcular en el ejemplo del consumo de semillas como la ingestión acumulada dividida por el tiempo transcurrido en la parcela más el tiempo de viaje previo. Debido a que la ingestión acumulada de semillas sigue una curva, se puede identificar el valor máximo de la tasa de ingestión con una recta tangente a dicha curva (Figura 5.2a). El tiempo de permanencia óptimo ha de maximizar la tasa de obtención del recurso antes de moverse a otro lugar. El motivo para cambiar de lugar es incrementar la tasa de aprovechamiento o ganancia del recurso, que en el lugar que se abandona decrece hasta que es inferior al promedio de las tasas que se pueden obtener en otras parcelas. El Teorema del Valor Marginal (Charnov 1976; Parker y Stuart 1976) relaciona el tiempo óptimo de permanencia en una parcela con el resto de parcelas. Según el teorema del valor marginal la estrategia óptima consiste en cambiar de un recurso a otro (de una parcela a otra, de un árbol a otro, etc.) cuando su valor marginal (es decir, la derivada de la curva de aprovisionamiento con respecto al tiempo) es inferior a la tasa promedio que se obtiene en el ambiente. Además, el tiempo de permanencia aumenta en función del tiempo de viaje (Figura 5.2b) cuando el tiempo de viaje varía entre parcelas iguales.

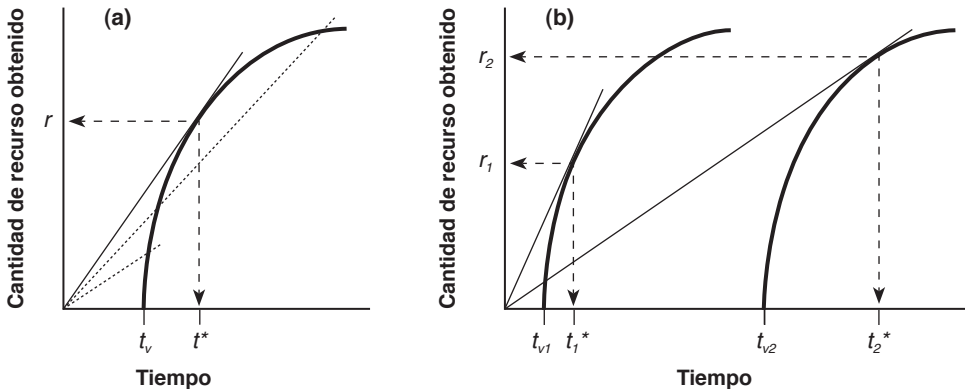


Figura 5.2. La obtención de una cantidad de recurso requiere de un tiempo t_v previo (tiempo de viaje, por ejemplo) en el que la obtención es nula. Una vez que comienza el aprovisionamiento del recurso, la cantidad total que se obtiene aumenta con el tiempo, pero de manera decelerada debido a que el recurso disponible disminuye al ser consumido. La tasa de obtención del recurso se calcula como $tasa = r/(t_v + t)$. Para conocer cual es la máxima tasa de obtención se calcula la derivada de la *tasa* con respecto al tiempo. En esta figura el tiempo de permanencia óptimo para el que se obtiene la máxima tasa se indica con la pendiente de la recta tangente a la curva de la cantidad de recurso obtenido y que se inicia en el origen de coordenadas. Las líneas discontinuas en (a) ilustran la tasa de obtención de recurso para tiempos de permanencia subóptimos, ya sean demasiado breves o demasiado largos. En (b) se muestran dos recursos idénticos excepto en el tiempo de viaje, menor en el recurso 1. El tiempo óptimo de permanencia y la cantidad óptima de recurso es mayor en 2

Se han propuesto reglas sencillas de abandono de la parcela. En el ejemplo de las semillas una de ellas es que la tasa de ingestión disminuya por debajo de un valor determinado, que se corresponde con una densidad de semillas en parcela. En la literatura científica se denomina GUD a esta densidad de abandono de parcela (*Giving Up Density*, por su versión inglesa). La GUD depende de las necesidades del animal, por lo que cada individuo puede aplicar una GUD diferente a un mismo recurso.

El promedio ambiental puede disminuir en el transcurso de las visitas a varios lugares y de esa manera inducir un aumento relativo del valor marginal de una parcela ya visitada y abandonada, que puede superar al promedio ambiental por disminución de este promedio, lo que explicaría que parcelas abandonadas vuelvan a visitarse. La diferencia entre el valor marginal de cada parcela y el promedio ambiental está relacionada con la distribución del tiempo entre parcelas en el caso de la optimización en solitario, pero también con la distribución de los individuos entre parcelas en el caso de la optimización en grupo. Las relaciones entre distribuciones de individuos y de parcelas se explican más adelante en este capítulo.

5.2.2. Situaciones complejas de optimización del comportamiento: Sensibilidad al riesgo

Los recursos pueden obtenerse a intervalos regulares, como por ejemplo le ocurre a un herbívoro al pastar. Sin embargo, los animales deben resolver problemas de variabilidad en el tiempo de búsqueda o manejo del recurso. También existe variabilidad en la cantidad del recurso, puesto que el tamaño de una presa o de un refugio no son constantes. En otras palabras, las pautas de comportamiento obtienen recursos en los que existe variabilidad temporal y variabilidad material. El comportamiento es sensible a la variabilidad temporal y material, como resalta la capacidad que tienen los animales de cometer la falacia de las medias (Templeton y Lawlor 1981; Bateson y Kacelnik 1996), que significa, por ejemplo, sobrevalorar un recurso que difiere de otro tan solo en su variabilidad temporal y no en el valor material absoluto. La optimización *clásica* o *a largo plazo* no distingue entre dos recursos que difieren solo en su variabilidad, pero puede explicar la preferencia de los animales por los recursos que tienen mayor variabilidad temporal si se asume que la optimización del comportamiento se realiza *a corto plazo*. Para conseguir que una moneda como por ejemplo la maximización de la tasa neta de ingestión de energía diferencie dos recursos iguales *a largo plazo* (o sea, que se obtiene la misma cantidad de recurso al finalizar el comportamiento durante tiempos iguales) pero diferentes en su variabilidad mientras se utiliza el recurso, es suficiente por ejemplo con modificar la manera en que se calcula la tasa (Bateson y Whitehead 1996), como se muestra en la Figura 5.3.

La diferencia entre maximizar la tasa de obtención de un recurso *a corto* o *a largo plazo* tiene otras implicaciones además de la formulación de la moneda. Al valorar los recursos *a corto plazo*, el comportamiento resulta sensible a su variabilidad. Los estudios que analizan la optimización del comportamiento con respecto a la variabilidad con que se obtiene un recurso se engloban dentro de la teoría de sensibilidad al riesgo (Cartar y Smallwood 1996; Smallwood y Cartar

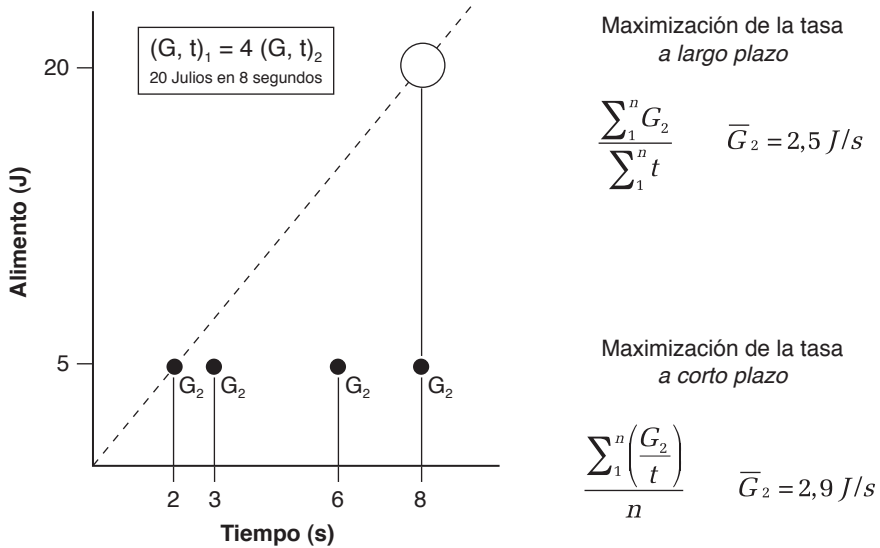


Figura 5.3. Ejemplo del efecto que tiene la fragmentación y variabilidad de un recurso en el cálculo de su valor *a corto* y *a largo plazo*. La tasa de ingestión de energía de un alimento de 20 J que se obtiene en 8 s es 2.5 J/s (G_1). La tasa de ingestión de energía de otro alimento similar (20 J en 8 s) fragmentado en cuatro unidades que se obtienen a intervalos de 2, 1, 3 y 2 segundos (G_2) puede ser computada por un animal como equivalente (2.5 J/s) o como superior (2.9 J/s) dependiendo del tipo de promedio que se aplique. En el segundo caso el animal sobreestimaría el valor del alimento, cometiendo la *falacia de las medias* (Bateson y Kacelnik 1996; Bateson y Whitehead 1996).

1996). Según esta teoría, los animales no solo adecuan su comportamiento al promedio del beneficio neto asociado a cada una de las alternativas disponibles, sino que también prestan atención a la varianza de dichos promedios, es decir, al riesgo o incertidumbre sobre el resultado de cada evento concreto dentro de un conjunto. A igualdad de los beneficios netos —en promedio—, a los animales que prefieren en determinadas circunstancias el recurso más variable se les denomina buscadores del riesgo o que tienen tendencia al riesgo. A un animal que prefiere los recursos con menor variabilidad se le denomina aborrecedor del riesgo o que tiene aversión al riesgo.

Cuando el riesgo o incertidumbre es generado por variabilidad en la cantidad de recurso, los animales pueden evitar las zonas o recursos muy variables, aunque en ocasiones son indiferentes a este tipo de variabilidad (Kacelnik y Bateson 1996). Cuando el riesgo o incertidumbre es generado por variabilidad en el tiempo de búsqueda o procesado del recurso, los animales prefieren seleccionar lugares o recursos muy variables (Reboreda y Kacelnik 1991; ver revisión en Kacelnik y Bateson 1996), posiblemente por la manera en que estiman la abundancia del recurso, pero quizás sea debido también a que la relación entre el recurso y su utilidad no sea lineal (Kacelnik y Brito e Abreu 1998; Kacelnik y El Mouden 2013). Esa relación se puede visualizar mediante una representación del valor o *utilidad* que quizás los animales pueden asignar a los recursos. En la Figura 5.4 se muestra el valor *a* para un recurso que se puede obtener en una

cantidad constante “C” y los valores b_1 y b_2 cuando se obtiene recursos de tamaño pequeño (V_p) y grande (V_g). La Figura 5.4 sugiere que C es igual que la media aritmética de V_p y V_g . Si el nivel mínimo de reservas o umbral de supervivencia establece una relación no lineal entre la eficacia biológica y la tasa de ganancia de energía (Ruel y Ayres 1999), la preferencia por la variabilidad se debería evitar o buscar, en función de si la variabilidad produce en el tamaño de la presa o en el tiempo de búsqueda: La desigualdad entre el valor constante y el promedio variable se ha descrito en varios campos de la ciencia (Ruel y Ayres 1999), y se la conoce por el nombre de *Desigualdad de Jensen*, en reconocimiento del matemático J. L. Jensen (1859–1925), quien la describió c. 1909.

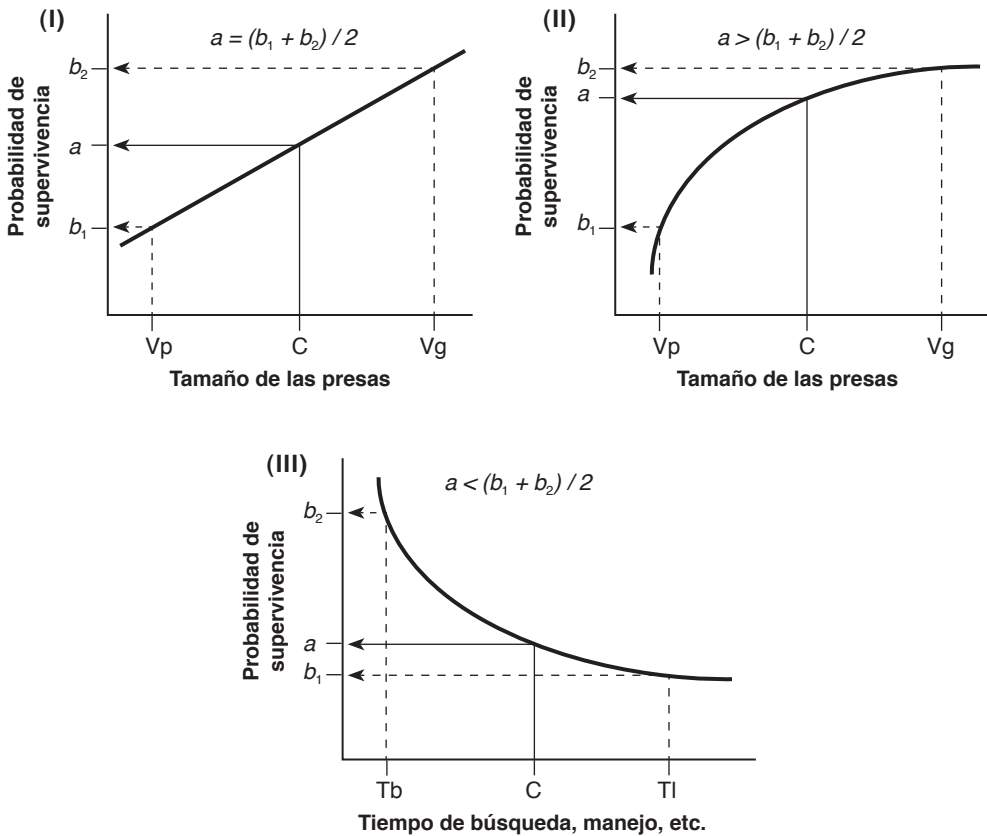


Figura 5.4. Desigualdad de Jensen. La probabilidad de supervivencia puede aumentar con respecto al alimento ingerido de manera lineal, de manera que dicha probabilidad sea idéntica con una dieta de dos alimentos de tamaños diferentes (V_p y V_g , pequeño y grande respectivamente) y con una dieta de un alimento C cuyo contenido energético sea equivalente al promedio de los otros dos (I). Si la probabilidad de supervivencia con respecto al tamaño del alimento aumenta de manera convexa (II), la dieta con dos alimentos (V_p y V_g) puede conferir menor supervivencia que uno solo (C). Cuando las presas son idénticas en contenido energético pero difieren en el tiempo de búsqueda y manejo, la función que relaciona la supervivencia y el tiempo puede ser cóncava (III). En este supuesto, la supervivencia que ofrecería una dieta constituida por una sola presa C sería inferior a la obtenida por una dieta de dos presas cuyos tiempos fueran mayor y menor (T_b y T_l , tiempo breve y largo respectivamente), pese a que el promedio de ambos tiempos fuera idéntico al tiempo correspondiente a la presa C.

5.2.3. La regla del balance energético

En ocasiones, la selección de recursos muy variables o poco variables cambia en un mismo animal, pasando de evitar el riesgo a preferirlo (o viceversa), lo cual se conoce como una reversión de la preferencia por el riesgo (Caraco *et al.* 1980; Caraco 1981). Existen varias teorías que intentan explicar la reversión en las preferencias por el riesgo (Kacelnik y Bateson 1996; Kacelnik y El Mouden 2013). Una de las más populares entre los investigadores ha sido la regla del balance energético. En un contexto de búsqueda de alimento, esta regla tiene muy presente que los animales han de alcanzar un nivel mínimo de reservas para sobrevivir durante los períodos en los que no pueden alimentarse (la noche o el día, el invierno o el verano, durante la cría, la migración, etc.). Ese nivel mínimo de reservas o umbral de supervivencia establece una relación no lineal entre la eficacia biológica y la tasa de ganancia de energía (Ruel y Ayres 1999). En estas situaciones se predice que un animal evitará las alternativas muy variables (aversión al riesgo) cuando un alimento poco o nada variable se pueda obtener a una tasa suficiente para garantizar un nivel mínimo de reservas superior al umbral de supervivencia. Pero si la tasa obtenida en ausencia de variabilidad no es suficiente, entonces el comportamiento que asegura la supervivencia sería la preferencia por el riesgo, porque solo se puede sobrevivir si por azar se tiene una serie de encuentros afortunados que ofrezcan la cantidad necesaria. La tendencia hacia el riesgo o incertidumbre vendría determinada en la regla del balance energético por la diferencia entre las expectativas de éxito y los objetivos de supervivencia, reproducción, etc.

La preferencia o aversión por el riesgo debería ser reversible dado que los objetivos y medios para conseguirlos varían. La reversión se puede ilustrar con el ejemplo propuesto por Kacelnik y El Mouden (2013). Se supone que durante el día un pequeño pájaro puede aumentar sus reservas de energía de varias maneras en función de la cantidad y variabilidad de alimento que encuentre durante una secuencia de decisiones. En este ejemplo la reserva de energía (eje vertical en la Figura 5.5) aumenta o disminuye en un ciclo diario de 24 horas (eje horizontal). De manera idealizada, el ave se enfrenta repetidamente a una elección entre 5 unidades de alimento (lo cual traslada al ave en el tiempo siguiendo las flechas de trazo continuo) y una alternativa que unas veces ofrece doble y otras nada (10 o cero unidades de alimento, flechas de trazo discontinuo). Al principio, el ave debe evitar el riesgo que supone la opción variable debido a que en caso de obtener cero unidades de alimento la muerte por inanición (nivel dibujado con la línea de puntos inferior y horizontal) estaría asegurada. El ave puede alimentarse repetidamente en la opción invariable (segunda imagen del ave) logrando que el nivel de reservas aumente y sea lo suficientemente elevado como para que un fracaso en la opción variable no suponga la inanición, pero el nivel de reservas que se puede alcanzar con la opción invariable al terminar el día resulta todavía insuficiente para sobrevivir a la noche (en este ejemplo es el nivel dibujado con la línea de puntos central y horizontal). El pájaro puede hacer frente a la búsqueda de alimento en la opción variable en el momento en que el nivel de reservas aumenta lo suficiente como para evitar el riesgo de inanición diurno. La búsqueda de la opción variable es la recomendable debido a que en caso de

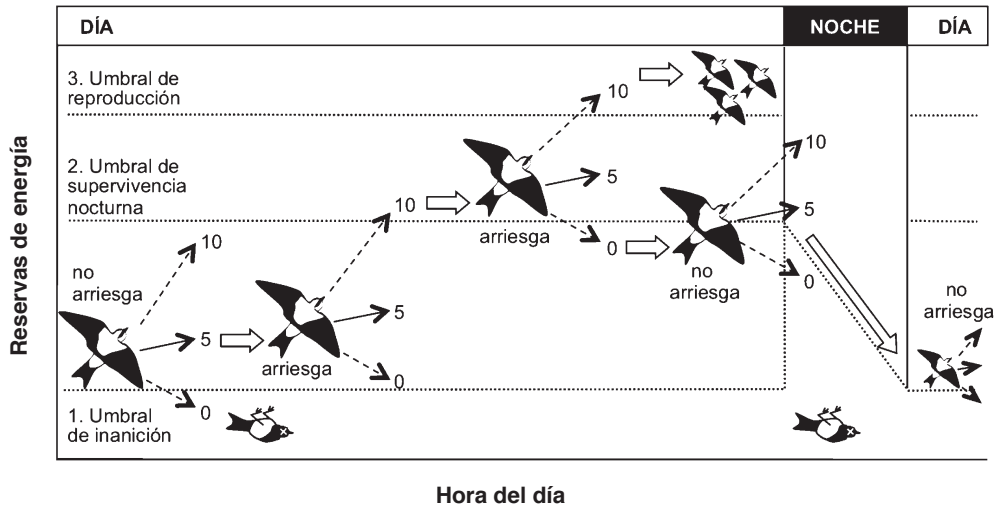


Figura 5.5. Ilustración de cómo la preferencia por obtener un recurso variable o fijo puede depender del momento del día en el que se produce la elección. Un ave diurna con un nivel bajo de reservas prefiere alimentarse en zonas o recursos variables al amanecer y al atardecer, en mayor medida que durante el resto del día, si su objetivo es reunir suficientes reservas para sobrevivir a la noche. Con objetivos adicionales, la preferencia por el riesgo podría observarse también en otros momentos del día. Una explicación detallada de esta figura se ofrece en el texto principal. La figura es una versión de la original publicada por Kacelnik y El Mouden (2013).

éxito supondría reunir suficiente energía para sobrevivir a la noche. Hay que reiterar que dicha posibilidad está condicionada a que el ave sea capaz de mantener ese nivel de reservas el resto del día (tercera imagen del ave). Por tanto, el ave se comporta como buscador de riesgo hasta que supera y mantiene el nivel de reservas suficientes para sobrevivir durante la noche sin alimentarse. Es evidente que la preferencia por el azar en condiciones reales dependerá de la cantidad de energía obtenida en la opción variable y en la opción constante, que en una situación real pueden cambiar mientras que en este ejemplo no lo hacen en ningún momento del día. Siguiendo con el ejemplo, una vez alcanzado el nivel de reservas que asegura la supervivencia nocturna, el individuo puede seguir prefiriendo el riesgo que supone el alimentarse en la opción variable, pues de esa manera podría plantearse otros objetivos, como por ejemplo iniciar la reproducción en los siguientes días (o meses, simbolizado en la Figura 5.5 con la tercera línea de puntos horizontal y superior). Obviamente se arriesga a perder la seguridad de sobrevivir a la noche siguiente si por azar la opción variable no le recompensa más que con fallos continuados. Pero en ese caso de que la suerte le sea adversa, al finalizar el día todavía podría asegurar la cantidad de energía necesaria para sobrevivir a la noche recurriendo a la opción constante (cuarta imagen del ave). Al acercarse al final del día resulta arriesgado preferir la variabilidad, pues con mala suerte podría morir durante la noche, por lo que cabe predecir que este ave evite el riesgo al final del día, tal y como ya hizo al principio del día. La preferencia por alimentarse en un lugar variable en las condiciones de este ejemplo se esperaría sobre todo en la zona central del día. Resumiendo, la reversión de las

preferencias por el riesgo varían durante el día y por tanto un animal sensible al riesgo no puede tener en cuenta solo las reservas de energía. Es necesario incluirlas en un contexto de objetivos, que además cambian en función del momento en que se propongan.

Existen otras reglas o modelos que ofrecen explicaciones a la sensibilidad por el riesgo alternativas a la regla del balance energético, como los modelos que incorporan la ley de Weber o los mecanismos del aprendizaje asociativo (véase Kacelnik y Bateson 1996; Kacelnik y Brito e Abreu 1998; revisión en Kacelnik y Mouden 2013). Estas reglas alternativas explican, por ejemplo, que los animales ejecuten la falacia de los promedios. Como se ha explicado antes, esta *falacia* se produce en un contexto de búsqueda de alimento (Figura 5.3) cuando se maximiza el promedio de las tasas (energía / tiempo) de cada alternativa de comportamiento, en lugar de maximizar la tasa *a largo plazo* (sumatorio de energías / sumatorio de tiempos), como predice la teoría de optimización clásica.

No existe consenso para explicar la reversión de las preferencias por ofertas variables o constantes, debido a que cada regla o modelo ofrece explicaciones plausibles para una parte del fenómeno. La ley de Weber y los mecanismos del aprendizaje asociativo siguen siendo modelos plausibles de la preferencia y aversión por el riesgo. Aunque en un principio la regla del balance energético como explicación de la reversión de las preferencias por el riesgo obtuvo el apoyo de varios trabajos experimentales, el conjunto de estudios realizados durante las décadas posteriores no encuentran evidencias concluyentes de la esperada reversión desde una preferencia por un recurso variable cuando el balance energético es negativo, hacia otra preferencia por un recurso invariable cuando dicho balance energético es positivo (Kacelnik y El Mouden 2013).

5.2.4. Descuento temporal del valor del recurso

En el estudio de la optimización del comportamiento se utiliza el tiempo de búsqueda o espera como una dimensión en la que los retrasos se utilizan de manera lineal, de manera que la tasa de obtención de un recurso disminuye a la mitad cuando el tiempo de búsqueda se duplica, o a un tercio cuando el tiempo se triplica. Sin embargo, las observaciones de animales que sufren interrupciones muestran que el valor que se da al tiempo de obtención y manejo del recurso no es lineal (McNamara y Houston 1987; Benson y Stephens 1996). Los animales a menudo prefieren un recurso de pequeño valor si es encontrado rápidamente, a otros recursos de mayor valor que tardan más tiempo en ser obtenidos, incluso cuando la tasa neta de obtención del recurso sea menor para la opción preferida. Es un hecho constatado que los animales que sospechan que pueden ser interrumpidos prefieren los recursos que se obtienen rápido, aunque el resultado no sea una elección óptima. Este fenómeno se conoce como *impulsividad* y refleja una función decreciente de la utilidad de un recurso con el tiempo que tarda en obtenerse. Este fenómeno se ha descrito en varias especies de aves y mamíferos, que descuentan el valor del alimento futuro cuando son sometidos en experimentos de laboratorio a preguntas sencillas (por ejemplo: cambios en el tiempo de espera entre un alimento escaso y otro abundante), entre los que se puede

citar aves del género *Parus* (Barkan y Withiam 1989), estorninos (Reboreda y Kacelnik 1991; Bateson y Kacelnik 1997) o ratas (Christensen-Szalanski *et al.* 1980).

Existen dos resultados generales obtenidos en los estudios sobre descuento temporal que afectan a la optimización del comportamiento. Primero, el descuento del valor o utilidad del recurso es decreciente de forma cóncava, un efecto ignorado por la teoría clásica de optimización del comportamiento. Segundo, los animales revierten su preferencia por los recursos inmediatos y pequeños en favor de los recursos retrasados y mayores cuando los tiempos de búsqueda o espera de ambos se alargan. Dos modelos que no tienen relación con la teoría clásica de optimización han sido propuestos para explicar estos resultados. El primero es un modelo sencillo de descuento exponencial (Mazur 1987), que es similar a varios modelos ecológicos (Kagel *et al.* 1986; McNamara y Houston 1987). El modelo de descuento exponencial $P(t) = V \cdot e^{-kt}$ propone que el valor inicial del recurso V se reduce con el tiempo según una constante k que se ajusta de manera empírica en función de la preferencia del animal por el recurso, que se reduce con el tiempo de espera entre la decisión de utilizarlo y su uso efectivo. Aunque este modelo sencillo y los análogos de Kagel *et al.* (1986) y McNamara y Houston (1987) no explican la reversión de preferencias por los recursos retrasados observada experimentalmente, una versión posterior y más compleja del modelo exponencial sí lo hace (Green y Myerson 1996). El segundo modelo de descuento es hiperbólico $P(t) = V / (1 + kt)$ y tiene la ventaja que explica tanto la disminución temporal como la reversión de preferencias (Orduña y Bouzas 2004). Sea uno u otro el modelo correcto de descuento temporal del valor de un recurso, el resultado es que la optimización del comportamiento está restringida o influida por este fenómeno (Kacelnik 1997; Kacelnik y Mouden 2013).

5.3. Optimización en solitario

5.3.1. Comportamientos básicos de optimización

La mayoría de los estudios de optimización del comportamiento podrían agruparse en tres categorías según las decisiones que los animales han de tomar: (a) estudios de selección de dieta, (b) estudios de tiempos de permanencia en un lugar o actividad y (c) estudios de alejamiento y retorno a un lugar central. Las variables de decisión y las restricciones de los modelos son diferentes en cada grupo, pero las monedas no tienen por qué serlo.

La categorización en tres tipos de estudios no es excluyente, puesto que las decisiones de un animal tienen efectos a varias escalas temporales y espaciales. Por ejemplo, la selección de dieta o el tiempo de permanencia pueden diferir en función del alejamiento desde un lugar central o en función de su valor marginal (van Gils y Tijssen 2007, Kacelnik y Cuthill 1987, Alonso *et al.* 1995). A continuación los tres grupos de estudios se tratan como si actuasen de manera independiente.

a) Estudios de selección de dieta

Los estudios de selección de dieta analizan la composición de presas o tipos de alimento que un animal incluye en su dieta. El objetivo de estos estudios es predecir la preferencia por un tipo de alimento, en general aquél que ofrezca mayor cantidad de energía por unidad de tiempo empleado en su captura y procesamiento. Además, dicha preferencia debería aumentar cuando ese alimento se encuentra rápidamente, hasta el punto que otros alimentos menos rentables o menos frecuentes dejan de ser incluidos en la dieta (por ejemplo, Cooper *et al.* 2007). Algunos alimentos nunca serían incluidos en la dieta si no ofrecen una rentabilidad mínima en términos de contenido energético y tiempo de procesado.

La formulación básica de un modelo de selección de dieta utiliza la energía neta (E) obtenida y el tiempo total (T) dedicado a la obtención de un tipo de alimento, de manera que la $tasa = E / T$, donde T incluye el tiempo de búsqueda (t_s , por la palabra inglesa *searching*) y el tiempo de manejo del alimento (t_h , por la palabra inglesa *handling*). Cuando la dieta se compone con un único tipo de alimento o presa, y esta es atrapada una a una de manera secuencial, la energía E que se obtiene durante la alimentación depende de la energía que contiene una presa o individuo (e), la tasa de encuentro de los individuos ($\lambda = \text{número de individuos / unidad de tiempo}$) y del tiempo empleado en buscar alimento (t_s), expresándose como $E = e \times \lambda \times t_s$. Un ejemplo de cálculo de una tasa es el siguiente: la energía conseguida buscando durante 20 minutos una presa que contiene 100 J y que se encuentra a una tasa de 1 individuo cada 30 segundos es $100 \times (20 \times 60) / 30 = 4000$ J. El tiempo total empleado en manejar las presas t_h obtenidas durante la búsqueda se calcula multiplicando la tasa de encuentro λ por el tiempo de búsqueda t_s y por el tiempo empleado en el manejo de cada una de las presas (h), que es el mismo para todas al existir un solo tipo de presa, y por tanto, $t_h = \lambda \times t_s \times h$. El tiempo empleado en buscar alimento y manejarlo es $T = t_s + t_h = t_s + \lambda \times t_s \times h = t_s \times (1 + \lambda \times h)$. Si el tiempo de manejo de una presa en el ejemplo anterior es 3 s, entonces el tiempo empleado en manejar las presas es $1200 \times (1 + 3/30) = 1320$ s. La tasa de obtención de energía es $E/T = e \times \lambda \times t_s / t_s \times (1 + \lambda \times h) = e \times \lambda / (1 + \lambda \times h)$, que en el ejemplo anterior equivale a $(100/30) / (1 + 3/30) = 3,03$ J/s.

En el caso de que la dieta esté compuesta por dos tipos de presas, la energía total obtenida es $E = e_1 \times \lambda_1 \times t_s + e_2 \times \lambda_2 \times t_s = (e_1 \times \lambda_1 + e_2 \times \lambda_2) \times t_s$, el tiempo total empleado es $T = t_s + t_h = t_s + \lambda_1 \times t_s \times h_1 + \lambda_2 \times t_s \times h_2 = t_s \times (1 + \lambda_1 \times h_1 + \lambda_2 \times h_2)$ y la tasa de ingestión de energía se calcula como $E/T = (e_1 \times \lambda_1 + e_2 \times \lambda_2) / (1 + \lambda_1 \times h_1 + \lambda_2 \times h_2)$. Un animal sin preferencia por uno u otro tipo de presa incorporaría ambos a su dieta en función de las tasas de aparición de cada tipo durante la búsqueda y obtendría una tasa de energía que se puede calcular tal y como se ha explicado en el párrafo anterior. Un animal que intente maximizar la tasa de ingestión de energía durante el tiempo de búsqueda podría establecer una combinación de presas diferente, dependiendo de los tiempos de manejo (h_1 y h_2), contenido de energía (e_1 y e_2), y las tasa de encuentro (λ_1 y λ_2). En un caso extremo, un animal podría incorporar a la dieta un solo tipo de presa si con ello obtuviese energía a una tasa mayor que si incorporase ambos tipos de presa. Utilizando las anteriores ecuaciones, la dieta

utilizaría solo el primer tipo de presa en lugar de los dos tipos cuando (Krebs y Davies 1987):

$$(e_1 / e_2) \times h_2 - h_1 > 1 / \lambda_1$$

Que es equivalente a la expresión $e_1 \times \lambda_1 / (1 + \lambda_1 \times h_1) > e_2 / h_2$ (Kacelnik y Bernstein 1994). Las lecturas que se hacen de la ecuación y sus dos simplificaciones varían desde las conclusiones más o menos evidentes, como es por ejemplo que la dieta de un animal se compone solo de un tipo de presa cuando sus energía y tasa de encuentro son elevadas y su tiempo de manejo es breve, a otras que en principio no son evidentes y resultan de mucha utilidad, como es por ejemplo que la tasa de aparición de una presa excluida de la dieta no debería influir en la decisión de incorporarla a la dieta mientras la energía obtenida (e) en función del tiempo de manejo (h) no supere la tasa de obtención de energía del único tipo de presa que forma la dieta. Otra conclusión que se obtiene interpretando las ecuaciones es que la dieta incorpora un tipo de presa de manera completa o la excluye también de manera completa. De esta conclusión no se deduce que los animales con dietas complejas (que incluyan ocasionalmente un tipo de presa) no sean capaces de optimizar su comportamiento, sino que deben existir restricciones y circunstancias en las que optimizar la dieta con un solo tipo de alimento no sea posible.

La mayoría de los trabajos han comprobado que los animales buscan alimento según las anteriores predicciones (Stephens y Krebs 1986; Sih y Christensen 2001), especialmente cuando el alimento no puede moverse, como es el caso de los animales herbívoros. Las predicciones realizadas asumiendo la optimización de la dieta no se cumplen en la misma medida si los animales han de capturar presas que pueden huir. Estas diferencias en el éxito de la teoría de la optimización de la dieta según la movilidad del alimento no depende tanto del tipo de animal que busca el alimento (invertebrados o vertebrados, endotermos o ectotermos), como de (a) disponer de la información necesaria sobre los parámetros incluidos en el cálculo de la dieta óptima, y (b) conocer cuál es la variabilidad de las tasas de encuentro de cada tipo de presa y del éxito de su captura (Sih y Christensen 2001). En otras palabras, los modelos clásicos, que predicen la composición óptima de la dieta según la cantidad de energía que cada alimento ofrece en función del tiempo que es necesario emplear en su procesado, deben considerar también el tiempo de persecución y captura, especialmente si hay algún alimento móvil incluido en la dieta.

Es evidente que la dieta óptima en términos de energía y tiempo se establece únicamente para alimentos nutricionalmente equivalentes. Es preciso recordar que existen restricciones metabólicas a la estructura de la dieta óptima, en tanto existan diferencias entre tipos de alimentos (por ejemplo, vegetales y animales en el caso de animales omnívoros, Robbins *et al.* 2007). En teoría es posible calcular la dieta óptima cuando los alimentos difieren en su composición. Por ejemplo, si dos alimentos difieren en el contenido de dos nutrientes y el objetivo de un animal es reunir una cantidad determinada de ambos nutrientes, éste podría obtenerlos ya sea ingiriendo uno u otro alimento en exclusiva o combinándolos en una determinada proporción, de manera que la obtención de ambos nutrientes se aproximara a su objetivo fisiológico. En la consecución de una dieta óptima,

el individuo se alimentaría primero con uno de los dos alimentos, para a continuación incluir el segundo alimento de manera creciente hasta lograr una combinación de ambos alimentos que le reporte la cantidad de los dos nutrientes de la manera más sencilla. Si el cambio de dieta entre uno y otro alimento no tiene costo, tampoco hay relación entre el estado de reservas y los costos metabólicos y ecológicos de dicho estado, ni el animal es interrumpido mientras se alimenta, entonces la manera de llegar a la combinación de nutrientes precisa a partir de ambos alimentos no es única (Houston et al 2011). Sin embargo, los animales muestran una estrategia consistente en la manera en que combinan los alimentos para obtener su dieta (Houston et al 2011 y otras referencias citadas allí, Raubenheimer y Jones 2006). Por tanto, y como es evidente, al menos alguna de las asunciones anteriores debe ser errónea. Por ejemplo, cuando la búsqueda e ingestión de alimento pueden ser interrumpidas, los animales que requieren dos nutrientes en una proporción determinada deben combinar dos alimentos de una manera determinada -no aleatoria- desde el inicio (Houston et al 2011).

b) Estudios de tiempo de permanencia

Los estudios de tiempo de permanencia analizan las decisiones de abandono y cambio entre parcelas en las que se encuentra el recurso (alimento, miembros del sexo contrario, refugio, etc.), dependiendo entre otros factores del tiempo de viaje empleado en llegar a la parcela y de la velocidad a la que se obtiene el recurso en ese lugar. La Figura 5.6 ilustra la relación que existe entre el tiempo de

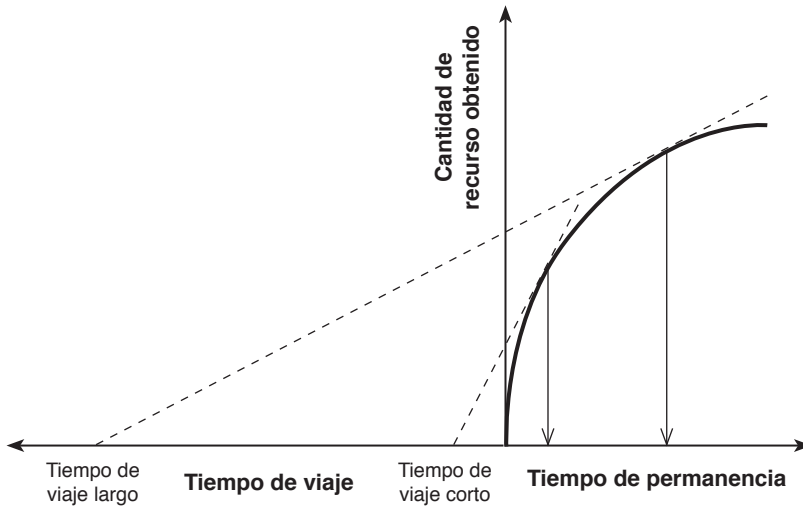


Figura 5.6. Según el Teorema del Valor Marginal, cuando la cantidad acumulada de un recurso aumenta de manera decelerada con el tiempo de permanencia, existe un momento óptimo de abandono cuando la tasa de ganancia del recurso es máxima en función del tiempo transcurrido para comenzar a utilizarlo y que con frecuencia se ha empleado en viajar para llegar hasta el recurso (una parcela de alimentación, una zona de apareamiento, etc.). En la figura se presenta una situación idealizada en la que el tiempo óptimo de permanencia en un mismo recurso difiere según el tiempo de viaje (largo o breve). Esta figura es equivalente a la figura 5.2(b), pero se suele utilizar esta que contrapone el tiempo de viaje o espera al tiempo de permanencia.

permanencia óptimo con respecto a la cantidad de recurso obtenido y el tiempo de viaje, siguiendo el Teorema del Valor Marginal (TVM). El tiempo óptimo de permanencia en un mismo lugar depende del tiempo empleado en llegar al lugar, del tiempo transcurrido en cazarlo si el recurso es una presa móvil, o del tiempo de espera si se trata de una pareja reproductora. Para que el tiempo de permanencia óptimo dependa del tiempo de viaje es necesario que la cantidad de recurso obtenido se incremente de manera decelerada con el tiempo de permanencia, tal y como establece el TVM.

Entre los numerosos ejemplos que ilustran la optimización del tiempo de permanencia en función del tiempo de viaje sobresale el estudio del tiempo de cópula de la mosca amarilla del estiércol *Scathophaga stercoraria* (Parker 1970a; b; 1992; Parker y Stuart 1976). Las hembras de la mosca se alimentan en excrementos de ganado. Los machos compiten por ocupar un excremento al que llegan las hembras, intentando copular con ellas, y distribuyen el tiempo de cópula entre las hembras presentes. La duda que tenían los investigadores era si la duración de la cópula era aleatoria o si por ejemplo dependía del número de hembras presentes, de forma que un macho distribuyera su tiempo de manera proporcional al número de hembras, teniendo en cuenta también el tiempo medio que transcurría entre dos cópulas. Esta hipótesis sencilla se elaboró en un contexto TVM aplicado a la proporción de huevos fecundados en función de la duración de la cópula. En estudios de laboratorio los autores citados encontraron que el número de huevos fecundados aumentaba con el tiempo de cópula, pero de una manera decelerada. El TVM sugiere que la duración media observada de cópula (36 minutos) maximizaba el porcentaje de huevos fecundados en función del lapso medio transcurrido entre los encuentros secuenciales con las hembras (156.5 minutos). La duración óptima de cópula se calculó en 41 minutos, y el resultado gráfico de aplicar el TVM al tiempo medio transcurrido entre cópulas y al porcentaje de huevos fecundados en función de la duración de la cópula se muestra en la Figura 5.7.

Uno de los problemas al que se enfrentan los animales al decidir el tiempo de permanencia es la necesidad de actualizar la información sobre la calidad del lugar en relación con el ambiente que le rodea, debido a que una parcela con una cantidad de recurso *normal* se utiliza menos tiempo cuando está en un ambiente con abundancia del recurso y al contrario: durante más tiempo cuando el ambiente es *pobre* (por ejemplo: Parker 1992; Alonso *et al.* 1995; Muratori *et al.* 2008). Dicha actualización requiere emplear tiempo y energía en aprender y recordar las condiciones ambientales, tarea que compite con la obtención del recurso que ofrece el lugar que se ocupa. Para decidir si un recurso merece ser utilizado se asume que el individuo utiliza un tiempo inicial, durante el cual trata de estimar la calidad del lugar. Tras decidir quedarse comienza a utilizarlo hasta que la tasa alcanza el valor máximo, teniendo en cuenta los tiempos de llegada, de reconocimiento y un tiempo posterior en el aprovechamiento del recurso. El período de reconocimiento puede ser en la práctica nulo, pero en los casos en los que resulta significativo es posible establecer un tiempo de permanencia óptimo alternando exploración y aprovechamiento mediante reglas sencillas de aprendizaje (Eliassen *et al.* 2007).

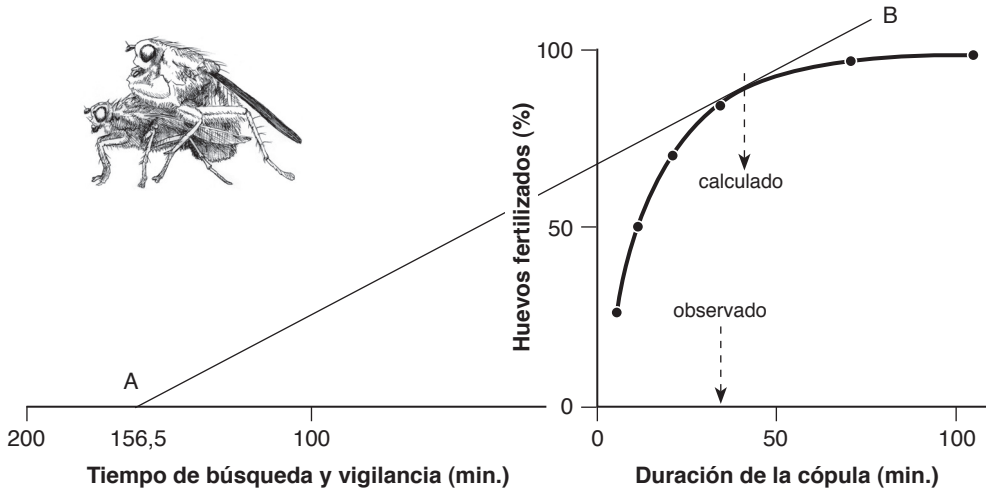


Figura 5.7. Los machos de la mosca amarilla de los excrementos (*Scathophaga stercoraria*) maximizan la tasa de fertilización (huevos fertilizados/tiempo de cópula) abandonando la cópula antes de agotar la cantidad de esperma disponible y sin fertilizar todos los huevos que una hembra está dispuesta a depositar. La duración óptima de la cópula para los machos se puede calcular con la recta AB tangente a la curva de incremento de huevos fertilizados y que se origina en un tiempo medio de búsqueda y vigilancia de las hembras (156,5 minutos). Figura redibujada a partir de Parker (1978).

En ocasiones, el uso óptimo de una parcela no se expresa como el tiempo de permanencia, sino que se expresa por la densidad del recurso por debajo de la cual el animal abandona la parcela. A esta segunda expresión se la representa con las letras GUD (*giving-up density*; Brown 1988) y es la más frecuente en la literatura actual sobre estudios de permanencia (véase por ejemplo Shaner *et al.* 2007 y otras referencias allí citadas). Estudios basados en GUD permiten estudiar el comportamiento óptimo en condiciones de campo con más facilidad que utilizando el tiempo de permanencia; sin embargo, son limitados en relación a la capacidad de controlar las diferencias individuales en los patrones de obtención de recursos. Además, aunque para el investigador resulte factible estimar la densidad de un recurso (ejemplos: alimento en Kgr/Ha, oportunidades de apareamiento por hora e individuo, etc.), para el animal puede no serlo. En lugar de la GUD para un animal puede ser más sencillo utilizar la tasa de aprovechamiento del mismo (por ejemplo, la tasa de ingestión de alimento o la tasa de cópulas) para decidir abandonar un lugar. La variable de decisión que el animal utilizaría para conseguir un aprovechamiento óptimo del recurso es la tasa de ingestión de abandono QIR (*quitting intake rate*) o tasa de aprovechamiento QHR (*quitting harvest rate*, Stephens y Krebs 1986; van Gils y Tijssen 2007), que además puede ser registrada por el observador hasta el momento previo al cambio de parcela.

Para investigar si un animal utiliza el tiempo de permanencia para optimizar su comportamiento se asume que (i) la calidad de cada parcela es reconocible en un tiempo mucho menor que el tiempo de permanencia; y que (ii) el aprovechamiento del recurso durante el tiempo que se ocupa una parcela tiene una

función conocida (curvilínea y decelerada en la mayoría de las situaciones). Es importante que el aprovechamiento del recurso disminuya con el tiempo de permanencia debido a que el animal extingue la oferta (alimento, número de apareamientos, etc.) y no debido a que quien se agota o sacie sea el mismo animal, pues el saciado dejaría en suspenso la necesidad de un cambio de parcela para continuar maximizando la tasa de ingestión. Los animales saciados por ejemplo pueden permanecer en una parcela descansando, sin obtener más recursos. Alternativamente, un animal saciado puede abandonar una parcela cuando todavía quedan recursos abundantes y cambiar a otro lugar que por ejemplo ofrezca mas seguridad frente a predadores.

Cuando el tiempo de permanencia se refiere al uso de un refugio frente a ataques puntuales de un predador, el recurso (i.e., la probabilidad de supervivencia) que se obtiene es máximo al principio, pero su *utilidad* disminuye con el tiempo a medida que el riesgo de predación disminuye. Si el tiempo en el refugio se alarga innecesariamente, se incurre en un coste que favorece que el individuo intente abandonar el lugar en el momento óptimo, como ocurre en lacértidos (Martín y López 1999; Cooper y Frederick 2007).

c) Estudios de alejamiento y retorno a un lugar central

Los estudios de alejamiento desde un lugar central investigan situaciones en las que el animal debe regresar a un mismo lugar cada vez que busca y obtiene una cantidad de recurso. Ese recurso en la mayoría de las ocasiones es alimento, pero también puede ser material para construir un nido, por ejemplo. Los objetivos de estos estudios son explicar el tiempo de permanencia en una parcela cuando se ha de regresar con todo o parte del recurso obtenido (Kacelnik 1984) o explicar el aumento de tamaño del recurso transportado al lugar central cuanto mayor es la distancia recorrida, que obviamente trata de compensar el incremento del gasto energético por la distancia recorrida (Carlson y Moreno 1981; Lifjeld 1989).

De manera complementaria, los estudios de optimización de la distancia de alejamiento calculan la distancia crítica a partir de la cual una cantidad pequeña de recurso se ignora, al no ser suficiente para compensar el gasto de su traslado (Holder y Polis 1987). Para comprobar cuál es la distancia crítica a partir de la cual un recurso se ignora, la disponibilidad de cada tipo de recurso debe ser la misma a todas las distancias, o al menos conocerse la frecuencia de aparición de cada tipo de alimento respecto del lugar central (Rosenberg y McKelvey 1999).

Cuando el mismo tipo de parcela en la que se obtiene un recurso se encuentra a distancias lejanas o próximas a un lugar central, el teorema del valor marginal predice que el tiempo de permanencia aumenta con el tiempo de viaje y por tanto con la distancia al lugar central. Aunque el tiempo de permanencia en las parcelas lejanas puede ser inferior que en las cercanas (van Gils y Tijssen 2007), lo normal es que los lugares alejados cuya visita sea muy costosa sencillamente no sean visitados. La relación entre alejamiento y tiempo óptimo de permanencia tiene obviamente un límite máximo, a partir del cual carece de utilidad el permanecer en una parcela un tiempo teóricamente óptimo por ser excesivo, dado

que un animal tiene un tiempo limitado para obtener el recurso. La influencia que tienen la limitación de tiempo y el coste del viaje en la permanencia en una parcela se puede ilustrar con el caso de los estorninos durante el cuidado de sus crías, ejemplo que se explica a continuación.

Los estorninos durante la cría buscan alimento en parcelas alejadas del nido y lo transportan de regreso. El tiempo óptimo de permanencia en una parcela debería establecerse por la distancia al nido (más tiempo a mayor distancia), y por la curva de captura de presas en función del tiempo de permanencia en la parcela, aplicando el teorema del valor marginal. Un estornino debería permanecer un tiempo cercano al óptimo y que además debería ser similar en parcelas situadas a la misma distancia del nido y con un contenido de presas semejante. Sin embargo, la limitación de tiempo y el coste del viaje pueden provocar que los tiempos de permanencia en parcelas semejantes sean diferentes (Ydenberg *et al.* 1994). El estudio de Ydenberg demostró que el estornino está optimizando a lo largo del día dos objetivos. Por una parte, el éxito de cría depende de que el adulto transporte y entregue al cabo del día el alimento necesario para asegurar el crecimiento diario de las crías. Por otra parte, el éxito de la cría depende también de que el adulto consuma alimento para sobrevivir él mismo y seguir adelante con la cría. Al cabo del día, un estornino debe cumplir ambos objetivos (entregar la cantidad diaria de alimento a sus crías y alimentarse a sí mismo) en un tiempo que está limitado por la duración del día, entre otros posibles factores. El cálculo de la tasa de búsqueda y entrega de alimento, de la tasa de gasto energético que requiere dicha búsqueda y entrega, así como el cálculo de la tasa de ingestión de alimento por parte del estornino adulto permiten comprender porqué los tiempos de permanencia en una parcela pueden ser diferentes (Figura 5.8), a pesar de que el teorema del valor marginal indica que el tiempo óptimo de permanencia depende únicamente del tiempo de viaje y de la disminución del valor marginal del alimento obtenido en función del tiempo de permanencia.

En la Figura 5.8 la tasa bruta de entrega del alimento (b) es al principio proporcional al tiempo de permanencia, creciendo a medida que se capturan más presas en la parcela. A un tiempo de permanencia elevado le corresponde una tasa de entrega de alimento inferior, debido al mayor tiempo requerido en su obtención, una vez que las presas más fáciles de capturar se agotan. La tasa de gasto de energía (c) es elevada para un tiempo de permanencia breve, debido a que la mayoría del gasto se ocasiona con el vuelo entre el nido y la parcela. A medida que el tiempo de permanencia se alarga, la tasa de gasto energético (c) disminuye, debido a que caminar mientras se busca el alimento es menos costoso en comparación con el gasto del viaje. Combinando b y c se puede comprender que los tiempos de permanencia relativamente breves maximizan la tasa neta de entrega de alimento ($b-c$), mientras que la eficiencia de la entrega (b/c) del alimento a los pollos se maximiza para tiempos de permanencia relativamente largos. Dependiendo de las circunstancias puede ser adecuado que la permanencia sea breve o larga.

En el caso de que la limitación esté impuesta por el gasto de energía, el estornino maximiza la eficiencia de la entrega de alimento y el tiempo de permanencia

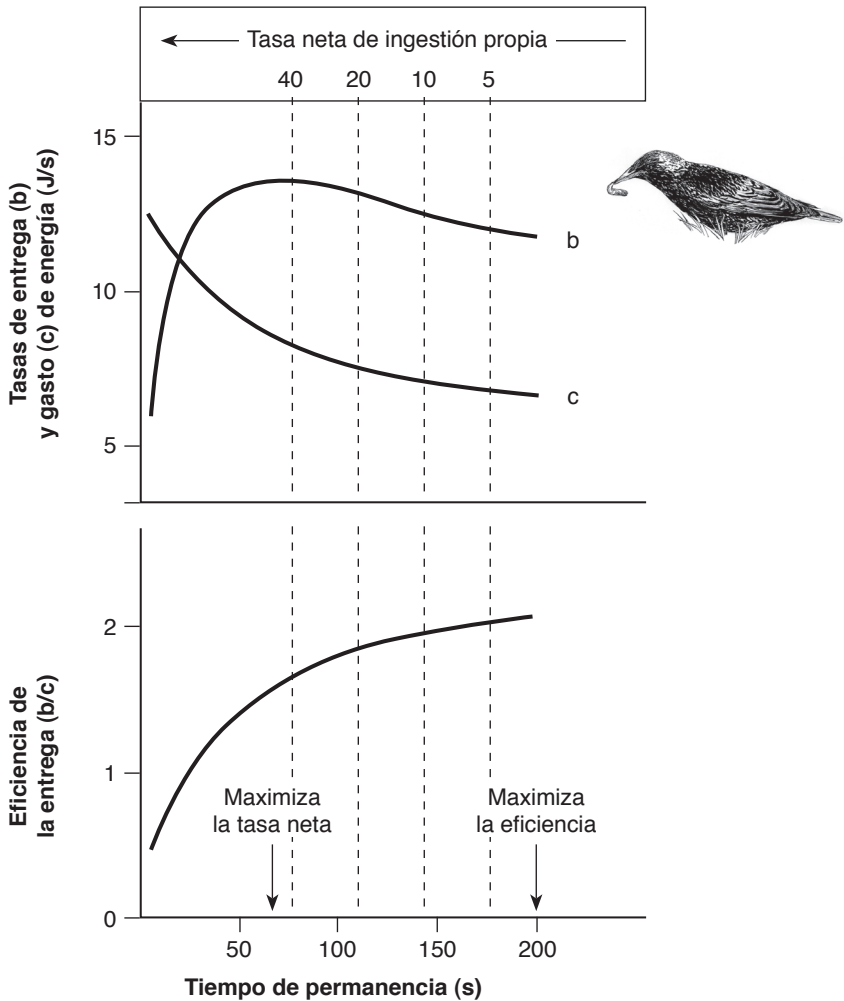


Figura 5.8. Tasas energéticas y eficiencia de la entrega de alimento a los pollos de estornino en función del tiempo de permanencia en una parcela. El tiempo de permanencia que maximiza la tasa neta de entrega de alimento es más breve que el que maximiza la eficiencia de la entrega. Los estorninos variaron el tiempo de permanencia en función del consumo propio del alimento recolectado (menor tiempo cuanto mayor consumo propio; redibujado a partir de Ydenberg *et al.* 1994).

debe ser largo. En el caso de que el tiempo disponible para alimentar a las crías y a sí mismo sea restrictivo, el estornino maximizaría la tasa neta de entrega de alimento. Las observaciones de Ydenberg y colaboradores (1994) indican que el grado de maximización de la tasa neta de entrega de alimento viene dado por la tasa de ingestión del propio estornino adulto (Figura 5.8, parte superior). Cuando el estornino consume alimento a una tasa elevada, el tiempo de permanencia en la parcela es breve y tiende a maximizar la tasa de entrega de alimento. Si consume alimento a una tasa pequeña y lo acumula en el pico para transportarlo (en el caso de pequeños invertebrados, por ejemplo), el tiempo de permanencia

se alarga y tiende a maximizar la eficiencia de la entrega de alimento a las crías. Los límites de tiempo y gasto de energía pueden ser concurrentes, por lo que el tiempo de permanencia puede variar entre valores extremos que, no obstante, sean compatibles con la optimización del comportamiento.

5.4. Optimización en grupo

5.4.1. Economías de agregación

La variable que podría utilizar un animal para permanecer o cambiar de grupo es semejante a la que utilizaría para permanecer en una parcela: la tasa neta de obtención del recurso (energía, nutrientes, cópulas, etc.). En una economía de agregación, se espera que los individuos tengan una mayor tasa neta cuando los recursos son explotados en grupo que en solitario (Giraldeau y Caraco 2000). Estos beneficios son esperados en ciertos tamaños de grupo, lo cual lleva a la agregación de individuos. Sin embargo, a medida que el tamaño del grupo aumenta los beneficios se hacen menores y los costes aumentan debido a fenómenos de competencia e interferencia. La relación entre costes y beneficios genera un pico en la relación entre tasa neta de obtención del recurso y tamaño de grupo, que se denomina tamaño óptimo de grupo, G^* (Sibly 1983; Clark y Mangel 1984; Giraldeau y Gillis 1985; Kramer 1985, Figura 5.9).

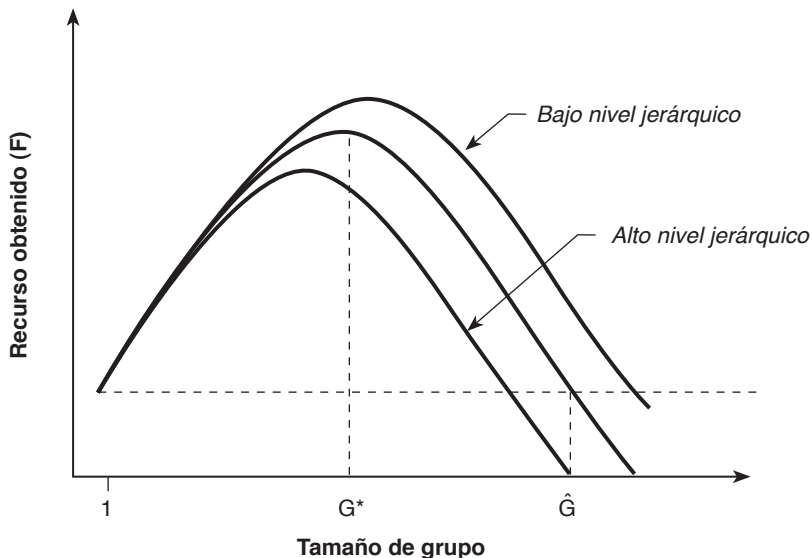


Figura 5.9. Relación entre la tasa neta de obtención del recursos (F) y el tamaño del grupo en una economía de agregación. El tamaño en el cual F es máxima se conoce como tamaño óptimo del grupo (G^*). El tamaño en el cual F es menor o igual que el F obtenido solitariamente (1) se denomina tamaño estable del grupo. La Figura también presenta relaciones en grupos con distintos niveles jerárquicos o grado de dominancia en el grupo. A medida que el grado de dominancia aumenta, los tamaños óptimos y estables disminuyen. Los grupos con una baja proporción de individuos dominantes tendrán tamaños óptimos mayores. Basado en Giraldeau (1988).

Cuando un individuo se une a un grupo que ya posee el tamaño óptimo, la tasa neta de obtención de recursos del nuevo miembro aumenta; sin embargo, las tasas de los miembros ya establecidos en el grupo disminuye (Figura 5.9). Si nuevos individuos continúan uniéndose al mismo grupo (de uno por vez), el tamaño del grupo llegará a un nuevo punto denominado tamaño estable del grupo, \hat{G} , en el cual la tasa neta de obtención de recursos es menor o igual a la obtenida por individuos que obtienen recursos solitariamente (comparar la tasa neta de obtención de recursos para tamaños 1 y \hat{G} en la Figura 5.9).

El modelo original de Sibly (1983) propuso que los tamaños de grupo tenderían a ser generalmente mayores que el tamaño óptimo (G^*) y cercanos al tamaño estable (\hat{G}). Sin embargo, Giraldeau y Gillis (1985) propusieron una situación excepcional en la cual el tamaño óptimo podría ser el tamaño estable. Esta situación se podría observar si la tasa neta de obtención de recursos asociada a un tamaño de grupo mayor en una unidad al tamaño de grupo óptimo fuese menor que la tasa neta de obtención de recursos cuando los individuos se alimentan solitariamente. Por ejemplo, si la tasa neta de beneficios para un tamaño óptimo de 15 individuos es f , la condición anterior se cumpliría si la tasa neta de obtención de recursos para un grupo de 16 individuos es menor que la obtenida por un individuo aislado.

El modelo original de tamaño óptimo del grupo posee varios supuestos. Primero, los individuos dentro del grupo tienen capacidades competitivas similares y no controlan el acceso de nuevos miembros. Segundo, los individuos pueden unirse a grupos de cualquier tamaño para aumentar su tasa neta de obtención de recursos. Tercero, la curva entre la tasa neta de obtención de recursos y el tamaño del grupo es no-lineal (aumenta, se estabiliza, disminuye). Cuarto, las jerarquías sociales no afectan al cálculo de la tasa neta de obtención de recursos. Quinto, no existen diferencias en el grado de relación genética de los individuos dentro de un grupo con aquellos que están en otros grupos.

Incumplimientos de estos supuestos modificarán la forma de la relación entre tasa neta de obtención del recurso y tamaño de grupo, y por ende el tamaño óptimo y estable del grupo. Estos cambios se han documentado de manera teórica en relación a diversos factores: la restricción o el reclutamiento de nuevos individuos en el grupo, dominancia, distancia genética, competencia entre distintos grupos, y aprendizaje (Giraldeau 1988; Higashi y Yamamura 1993; Zemel y Lubin 1995; Hamilton 2000; Beauchamp y Fernández-Juricic 2005). Por ejemplo, en grupos con fuerte jerarquización social, un nuevo miembro puede ser desplazado rápidamente del grupo si posee una baja jerarquía social o bien puede permanecer en el grupo siempre y cuando desplace a un miembro del grupo con una jerarquía social menor. Estas estrategias llevarían a una reducción en la tasa neta de obtención del recurso y a un menor tamaño óptimo y estable del grupo en relación a grupos con una estructura social menos rígida (Figura 5.9).

El tamaño estable del grupo puede generar una paradoja teórica. Si nuevos individuos intentan entrar en un grupo que ha llegado a su tamaño estable, \hat{G} , sus tasas neta de obtención de recursos serán menores que si se alimentan solitariamente. En un grupo de tamaño mayor que el estable, todos los miembros

pagarían altos costes (competencia, interferencia) pero no obtendrían una cantidad suficiente de beneficios para al menos equilibrar los costes de permanecer en ese grupo. La paradoja es que estos tamaños de grupo no serían evolutivamente estables (Clark y Mangel 1984; Rannala y Brown 1994). Eventualmente, los grupos de tamaños mayores que el estable se dividirían (por ejemplo, al moverse de un parche a otro, o después del ataque de un predador) en grupos de menor tamaño y más cercanos al tamaño óptimo.

Como resultado de esta paradoja, algunos autores propusieron que el tamaño estable de grupo \hat{G} es un equilibrio inestable (Clark y Mangel 1984; Kramer 1985), ya que no se espera que los grupos converjan en el mismo tamaño estable después de dividirse. Este equilibrio inestable sugiere que el tamaño estable es el máximo tamaño de grupo que se esperaría en condiciones naturales. Sin embargo, el tamaño de grupo más frecuente (o sea, el tamaño observado) variaría entre el tamaño óptimo y el tamaño estable.

Los primeros estudios del tamaño óptimo de grupos se focalizaron en documentar los tamaños de grupo más comunes en mamíferos grandes como leones, búfalos y primates (revisión en Krause y Ruxton 2002). Desde una perspectiva empírica, la variable que mejor representa el tamaño observado de grupo no es la media aritmética, sino la mediana o mejor aún el tamaño típico de grupo (\bar{g}) (Giraldeau 1988):

$$\bar{g} = \frac{\sum_1^N g_i^2}{\sum_1^N g_i} ;$$

donde N representa el número de grupos en una población, y g_i es el tamaño de cada grupo i. El tamaño típico de grupo es una estima de los tamaños de grupo que un individuo dado experimenta en la población.

Un estudio de la codorniz común (*Colinus virginianus*) adoptó una perspectiva más experimental al manipular (a) en un aviario distintos tamaños de grupo y medir la proporción de tiempo que los individuos destinaron a vigilancia, alimentación y el tiempo de detección de un predador modelo, y (b) en condiciones naturales el tamaño de los grupos y medir la supervivencia, movimientos, y tamaño corporal de los individuos (Williams *et al.* 2003). El tamaño óptimo de grupo en la codorniz común se estimó en 11 individuos. Grupos menores y mayores fueron poco estables debido a una reducción en la supervivencia y un aumento de la competencia, respectivamente. En otro estudio en el tordo de cabeza marrón (*Molothrus ater*), donde se manipularon en condiciones semi-naturales los tamaños de grupo y diversos factores ecológicos, se halló un rango de tamaños óptimos de grupo (3-6) en vez de un único pico (Morgan y Fernandez-Juricic 2007). El tamaño observado de grupo varió dentro de este rango en respuesta a variaciones en el riesgo de depredación y el tamaño poblacional. Estudios como éste en los que se manipulan los tamaños de grupo y distintos factores, permiten comprobar de manera más apropiada que en animales en libertad,

en qué condiciones sociales y ecológicas se cumplen las predicciones del modelo del tamaño óptimo.

5.4.2. Economías de dispersión

En una economía de dispersión se espera que los costes de obtención de recursos aumenten con el tamaño del grupo en relación a los beneficios. En los grupos inestables en los que, al menos idealmente, cualquier individuo es libre de elegir un grupo, la optimización del comportamiento sigue las monedas, variables y restricciones de manera semejante al comportamiento en solitario, con el objetivo de maximizar un beneficio. Un individuo cambiaría de grupo cuando la tasa de obtención del recurso en el nuevo grupo fuese superior a la que tiene en el grupo actual. Los individuos se concentrarían en los lugares con más recursos hasta que la cantidad de recurso disminuya o la interferencia entre individuos reduzca la tasa de obtención del recurso, momento en el que se repetiría el cambio de grupo. El tamaño de cada grupo tendería al equilibrio a medida que todos los individuos tuviesen la misma tasa con independencia del grupo en que se encontrasen, alcanzándose lo que se denomina como distribución *Libre-Ideal* (Fretwell y Lucas 1969; Fretwell 1972). Hay al menos dos condiciones para que este equilibrio *Libre-Ideal* se consiga: (a) el cambio de grupo debe ser posible con entera libertad y (b) cada individuo debe ser omnisciente o al menos tener un conocimiento suficiente de la tasa de obtención del recurso en cada grupo. Los ejemplos de comportamientos gregarios que desembocaban en distribuciones libres e ideales fueron frecuentes en los primeros estudios (Parker 1970a, 1974; Milinski 1979; Harper 1982; revisiones en Milinski y Parker 1991). Casos posteriores fueron por ejemplo el comportamiento óptimo de emigración de predadores (Bernstein *et al.* 1999), el establecimiento de territorios o áreas de campeo (Mitchell y Powell 2007), la dispersión natal de ciervas (Walhström y Kjellander 1995) o la distribución óptima de las hormigas obreras de un hormiguero entre dos lugares de alimentación (Lamb y Ollason 1993).

La necesidad de que el individuo tenga un conocimiento perfecto de la distribución del recurso para que la distribución *Libre-Ideal* se produzca se podría relajar en el caso del aprovisionamiento desde un lugar central de un recurso renovable. En esta situación y al menos en teoría (Fagan *et al.* 2007), la distribución de los individuos en función del alejamiento al lugar central podría depender de la tasa de renovación del recurso y de la velocidad de consumo del recurso. Dependiendo del acoplamiento entre ambas tasas, así como de la distribución propia de los individuos alrededor del lugar central (uniforme, normal, etc.), el comportamiento óptimo que maximice el aprovisionamiento del recurso a nivel del conjunto de la población podría por ejemplo generar concentraciones de individuos solo en las cercanías del lugar central, solo en las zonas alejadas, o en ambas de manera alternativa, así como una distribución desorganizada de los individuos. Estas predicciones requieren que los modelos desarrollados a nivel poblacional sean sustentados obviamente con observaciones directas del comportamiento animal, o al menos con modelos espacialmente explícitos basados en el comportamiento individual (Ford *et al.* 2007).

La optimización del comportamiento en animales gregarios que buscan recursos renovables predice distribuciones *Libre-Ideales* donde la densidad de individuos se correlaciona de manera perfecta con la densidad de recursos (Figura 5.10). Cuando los individuos se concentran de manera desproporcionada en los lugares con mayor densidad de recurso se produce un *sobreuso* de los recursos, mientras que las concentraciones desproporcionadas en los lugares con menor densidad de recurso conducen a una distribución de los individuos que *infrautiliza* los recursos. La frecuencia en la que los animales se distribuyen *infrautilizando* los recursos es muy superior a la distribución *Libre-Ideal* o al *sobreuso* (Kennedy y Gray 1993). La causa se debe a que los supuestos de la distribución libre ideal no suelen cumplirse. El primer incumplimiento y quizás el más frecuente es que el movimiento entre lugares sea libre y el segundo que exista omnisciencia o conocimiento ideal de la tasa neta de obtención de recurso en todos los lugares. Ambos incumplimientos facilitan que la distribución de los individuos sea intermedia entre el azar y la distribución libre ideal o, en otras palabras, a que la distribución no optimice, sino que infrautilice los recursos (Bernstein *et al.* 1991a; Bernstein *et al.* 1991b; Kennedy y Gray 1993).

La distribución *libre-ideal* es análoga en su formulación a la *ley de concordancia* (matching law) o ley de Herrnstein (Davison y McCarthy 1988; Herrnstein *et al.* 1997), la cual fue utilizada para predecir la distribución del tiempo que un animal reparte entre dos recursos (Krebs y Kacelnik 1991; Kennedy y Gray 1993), siempre y cuando la analogía se establezca con respecto a situaciones ecológicas de renovación continua de alimento. La *ley de concordancia* se puede expresar como $\log(t_1/t_2) = a \cdot \log(r_1/r_2) + \log(c)$, donde t representa el tiempo durante el que

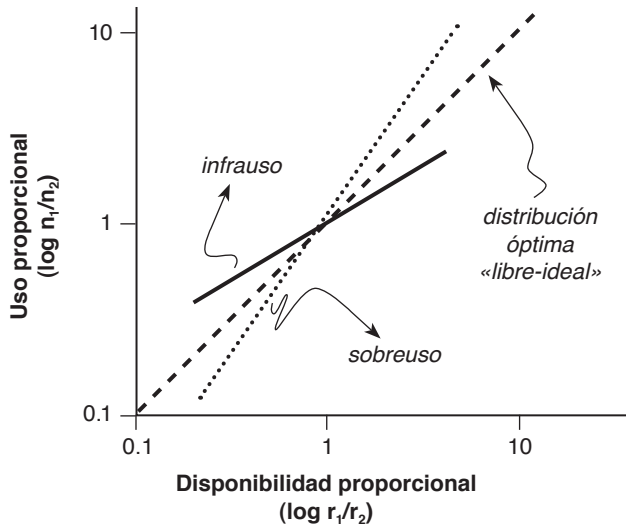


Figura 5.10. El comportamiento gregario óptimo cuando el recurso es renovable y se puede obtener en dos lugares consiste en formar dos grupos cuyos tamaños relativos (n_1/n_2) sean directamente proporcionales a la distribución relativa del recurso (r_1/r_2) (distribución *libre-ideal*). Cuando en el lugar con más recursos hay en proporción más individuos la distribución *sobreutiliza* los recursos, mientras que los *infrautiliza* cuando hay menos.

se ocupa una de las parcelas (un posible equivalente a n en el ejemplo de tamaño de grupo, Figura 5.10) y r es la disponibilidad de alimento. El parámetro a es una estima de la sensibilidad a la diferencia entre dos lugares de alimentación y podría ser un parámetro análogo al coeficiente de interferencia m que ajusta la disminución en la tasa de obtención de un recurso debido a la interferencia con otros individuos del grupo (Sutherland y Parker 1998). El parámetro c es el intercepto, es decir, una estima de diferencia en el uso respecto a la proporcionalidad esperada. Aunque la ley de Herrnstein es similar al modelo de Pulliam y Caraco (1984), las diferencias dimensionales de cada situación (distribución de tiempo o de competidores) hacen recomendable evitar el uso de los modelos de una situación en la otra (Houston 2008) aunque algunos trabajos resaltan las similitudes (Seth 2001, 2002a, b).

De la misma manera que el comportamiento individual satisface y no optimiza la obtención de un recurso cuando éste es abundante y las limitaciones (falta de tiempo, riesgo de predación, etc.) son mínimas, es importante resaltar que la optimización del comportamiento en animales gregarios o que se agrupan en relación a un recurso no implica una distribución *libre-ideal* de los individuos cuando no existe necesidad de optimizar el comportamiento, y por tanto la selección del grupo al que un animal se incorpora o abandona. En situaciones de abundancia, los individuos no optimizan su comportamiento y su distribución no se tiene por qué ajustar a la distribución de los recursos. Los animales pueden por azar concentrarse en los lugares con más recursos (*sobreuso*), en los lugares con menos recursos (*infrauso*) o repartirse de manera uniforme, lo que también produce *infrauso*.

Las condiciones para alcanzar una distribución *libre-ideal* no se cumplen con frecuencia. En el primer trabajo de Fretwell y Lucas (1969) ya se indicó que las diferencias competitivas entre individuos eran habituales, lo que llevó a estos investigadores a proponer un modelo de distribución truncada de individuos según sus fenotipos competitivos (edad, rango jerárquico, sexo, etc.). Los grupos con fuertes relaciones sociales, en los que existe una jerarquía en el acceso a los recursos, imponen unas restricciones jerárquicas a las posibilidades de optimizar el comportamiento en todos los individuos por igual. Las características de los grupos sociales estables, así como los beneficios y costes que los individuos tienen en grupo se explican en el Capítulo 7. Otra condición de difícil cumplimiento es el movimiento libre, debido a que el cambio de grupo incurre en gastos de tiempo y energía, por lo que los individuos permanecen en grupos subóptimos (Kennedy y Gray 1993; Astrom 1994; Kennedy y Gray 1997). Por último, pero no menos importante, resulta evidente que los individuos no pueden ser omniscientes, y que sus decisiones no pueden basarse en el conocimiento exacto de las tasas de obtención de un recurso en todos y cada uno de los grupos a los que podrían integrarse. La ausencia de un conocimiento exacto de las alternativas es debido a la falta de información y también a las limitaciones cognitivas (Abrahams 1986; Koops y Abrahams 2003), pero los animales gregarios pueden contrarrestar la falta de información y las limitaciones cognitivas mediante el empleo de información pública (Valone 2007; Capítulo 7), de manera que el gregarismo no implique necesariamente la infrautilización de los recursos. A pesar de no ser

ni *libres* ni *ideales*, algunos animales como el cangrejo de mar común (*Carcinus maenas*) pueden distribuirse de manera aproximada a una distribución *libre-ideal*, utilizando reglas sencillas de abandono de parcelas basadas solo en las tasas de consumo en el lugar que se va a abandonar y sin necesidad de conocer cuales son las tasas en los lugares alejados a los que se va a acudir (Griffen 2009).

Las ocasiones en las que se ha observado una distribución próxima a la *libre-ideal* han tenido lugar con pocos grupos situados en lugares cercanos, en general dos grupos en un acuario, estanque o un cercado. En esta situación, el gasto de cambiarse de grupo es pequeño y los individuos pueden conocer fácilmente las condiciones en los dos lugares o extremos del área de estudio. Otra característica de los trabajos que encuentran una distribución *libre-ideal* es que suelen realizarse en situaciones de renovación continua del recurso, de manera que los animales no lo agotan y tienen tiempo para optimizar su comportamiento gregario antes de saciarse o modificar el valor marginal de los recursos. Ejemplos típicos de estas condiciones son los experimentos con aves en un estanque (Fretwell 1972; Milinski *et al.* 1995; Kennedy y Gray 1997) y peces (Heller y Milinski 1979; Milinski 1994). En casos sencillos con renovación constante del recurso, una vez alcanzada la distribución *libre-ideal*, la tasa de obtención individual del recurso (W_i) en un grupo cualquiera i será función de la tasa de aparición del recurso (Q_i), del número de individuos (n_i) y de la interferencia entre individuos (m), según la relación $W_i = Q_i/n_i^m$ (Sutherland 1983; Sutherland y Parker 1992; Sutherland y Parker 1999). En el caso frecuente de que existan diferencias entre los individuos en su capacidad de competir por los recursos debido a su tamaño, agresividad, etc., el número de individuos de cada grupo se corrige o reemplaza por la suma de valores competitivos (por ejemplo: Grand y Dill 1997). El valor competitivo de cada individuo se estima por ejemplo con su tasa de obtención del recurso.

Uno de los efectos del gregarismo sobre la optimización del comportamiento individual es que el tiempo de permanencia en una parcela puede ser más largo que el esperado por el tiempo de viaje (Alonso *et al.* 1995; Hancock y Milner-Gulland 2006). Ya hemos descrito que debido a las dificultades prácticas de alcanzar distribuciones *libre-ideales*, los tamaños de grupo son en promedio superiores al óptimo y que los individuos pueden no distribuir su tiempo de manera óptima entre grupos. Sin duda existen beneficios de la vida en grupo que compensan la posible pérdida de optimización del comportamiento individual (Capítulo 7), pero en ocasiones no queda más remedio que comportarse de manera subóptima cuando se forma un grupo de individuos que sin embargo en solitario si son capaces de optimizar el comportamiento. Este fenómeno podría tener lugar por ejemplo en lumpos juveniles (*Cyclopterus lumpus*) que cuando se encuentran solos permanecen quietos en el fondo de un río o pecera mientras atrapan las partículas de alimento cercanas minimizando de esa manera el gasto de energía y maximizando el crecimiento corporal (Killen *et al.* 2007). Cuando se forman grupos en un acuario y se les suministra la misma cantidad de alimento *per capita*, bastaría que uno de ellos cambiase la estrategia minimizadora del gasto de energía (que además reduce su detectabilidad frente a predadores) permaneciendo quieto y se alimentase activamente para que el resto de los individuos juveniles abandonasen la estrategia óptima y también nadasen activamente

en busca del alimento. Los individuos aumentarían el gasto energético y sufrirían un crecimiento menor. En este experimento el alimento era un recurso común cuyo beneficio se podría haber maximizado permaneciendo quietos, pero bastaría con que un individuo comenzase a nadar para que el beneficio fuera menor. Esta interpretación del comportamiento de los lumpos juveniles ilustraría una situación común con otros estudios de optimización del aprovechamiento conjunto de recursos conocida como la *tragedia de los recursos comunales* (Hardin 1968; Clark y Mangel 1984). Ante un recurso que no se puede defender o monopolizar, los individuos abandonarían el comportamiento óptimo que maximizaría el beneficio para el conjunto del grupo, dando entrada a una nueva situación en la que el aumento del beneficio (o la tasa de obtención del mismo) para unos individuos a costa de otros individuos provoca la competencia por el recurso, reduciendo la ganancia per capita y pudiendo incluso agotar el recurso disponible si se destruye por ejemplo su regeneración natural. Para conocer con exactitud el beneficio o el perjuicio que tiene el gregarismo o simplemente las relaciones sociales en la optimización del comportamiento individual es preciso utilizar la teoría de juegos en un contexto evolutivo, de manera que el cálculo del comportamiento óptimo de un individuo tenga en cuenta las posibles tácticas de otros individuos en el calculo de la estrategia propia. El lector debe acudir al capítulo 6 de este mismo libro para encontrar una explicación de la teoría de juegos aplicada al comportamiento. Téngase en cuenta que la tragedia de los recursos comunales se puede reducir cuando existen mecanismos sociales que limitan la sobre-explotación de los recursos (Capítulo 7).

5.5. Límites en la optimización del comportamiento: irracionalidad

Resulta frecuente asumir que la selección natural favorece aquellos comportamientos que maximizan la adecuación o eficacia biológica. Un comportamiento *correcto* en términos de adecuación sería aquel que en un contexto alimentario eligiese la opción que maximice la ingestión de energía neta o de algún nutriente clave, mientras se experimenta de manera simultanea la competencia, el riesgo de depredación, la motivación sexual y reproductora, etc. (Maynard Smith 1982). Este punto de vista sugiere que al tomar una decisión, los animales asignan un valor fijo a cada opción de la decisión, lo cual es cuestionable (Houston 1997; Ydenberg 1998). Como alternativa, se ha propuesto que la selección natural favorece comportamientos que minimizan la ejecución de errores graves, lo que resultaría en decisiones tróficas basadas en valores relativos y no en valores absolutos (McNamara *et al.* 1987; Waite *et al.* 2000).

Si las decisiones están basadas en valores relativos, por tanto sensibles al contexto, el comportamiento se podría calificar de irracional, ya que incumpliría dos propiedades básicas de la racionalidad: la transitividad y la regularidad de las decisiones. La transitividad es una propiedad que se aplica a grupos de elecciones binarias. Una elección se define como transitiva si un alimento A es preferido a un alimento B cuando ambos son presentados de manera simultanea, el alimento B se prefiere a un alimento C y finalmente, el alimento A es preferido

al alimento C. La regularidad en cambio es una propiedad que se aplica a elecciones simultáneas entre más de dos opciones. Una elección se define como regular cuando la preferencia por una opción no aumenta al incrementar el número de opciones alternativas. Por ejemplo, si un alimento A es preferido en el 80% de las veces que se encuentra junto a un alimento B, la elección por A se definiría como regular si mantuviese ese porcentaje de preferencia cuando un tercer alimento C estuviera también disponible de manera simultánea. En sentido general las elecciones serían regulares si no dependiesen del contexto (véase una descripción detallada de estas propiedades en Rosati *et al.* 2009).

Los intentos de comprobar la racionalidad del comportamiento trófico en animales silvestres son todavía escasos (Shafir 1994; Hurly *et al.* 1999; Waite *et al.* 2000; Bateson *et al.* 2002). Por ejemplo, las abejas en ocasiones muestran decisiones no transitivas durante estudios experimentales (Shafir 1994) y los colibríes incumplen la regularidad de sus decisiones cuando eligen entre dos o tres tipos de flores artificiales (Hurly *et al.* 1999; Bateson *et al.* 2002). Estos resultados son difíciles de reconciliar con el uso de reglas basadas en decisiones absolutas, y sugieren que los animales podrían evaluar las opciones mediante mecanismos de comparación sensibles al número y calidad de las alternativas. No obstante, ninguno de los trabajos realizados ha descrito aún el mecanismo exacto de comparación responsable de los resultados obtenidos (Bateson *et al.* 2002). Además, los estudios se han realizados con especies de tamaño muy pequeño de metabolismo elevado, por lo que la generalidad del comportamiento animal irracional aun no ha sido comprobada.

Las decisiones irracionales individuales pueden ser compensadas en alguna especie donde la toma de decisiones esté distribuida entre varios individuos. Por ejemplo, la selección de un lugar para establecer una colonia por parte de hormigas *Temnothorax* se realiza de manera colectiva como se muestra en el siguiente experimento: una colonia sin nido establecido a la que se le ofrezca en condiciones de laboratorio dos cavidades artificiales realiza una evaluación antes de emigrar e instalarse en el que presenta mejores características para establecerse (Pratt *et al.* 2006). Las hormigas exploradoras compiten por reclutar a otras, que en cualquier caso únicamente visitan uno de los posibles nidos en la mayoría de los casos (Robinson *et al.* 2009). La mayoría de los individuos tienen una información limitada antes de que seleccionar el lugar. Se puede comprobar que las hormigas incumplen en este proceso la racionalidad en la toma de decisiones. Por ejemplo, individuos aislados cambian de manera irracional su preferencia entre las dos cavidades basándose en su experiencia con un lugar muy poco atractivo o señuelo (elemento “decoy”, en inglés) que el investigador incluye previamente entre las alternativas a seleccionar. Por el contrario, frente a la misma disyuntiva a la que las hormigas individualmente toman decisiones irracionales, las colonias no cambian el resultado de su preferencia y la mantienen de manera consistente entre las dos cavidades incluso en presencia de un elemento “decoy” (Sasaki *et al.* 2011). Resulta intrigante como es posible que los colectivos formados por individuos cognitivamente limitados pueden suprimir o compensar errores sistemáticos originados en la toma de decisiones irracionales de los individuos.

5.5.1. Racionalidad limitada

La optimización o la irracionalidad de una decisión parecen conceptos difícilmente reconciliables en un sentido lógico y sin embargo se puede constatar que las consecuencias de las decisiones de un animal se aproximan a resultados óptimos, pese a que los individuos sean irracionales. Cabe resaltar que el grado de optimización que se alcanza con una decisión es una valoración externa que realizan los investigadores tras reunir la información esencial de costos y beneficios en los que un individuo incurre para tomar una decisión. Si bien para un investigador es posible reunir la información que le permite calcular los costos y beneficios, eso no implica que los animales sean capaces de realizar el mismo proceso. Por una parte, no suelen tener tiempo suficiente para reunir la información que les permita tomar una decisión óptima, y por otra no disponen de la capacidad para almacenar y gestionar esa información de manera eficiente. La racionalidad está limitada en el tiempo y el espacio («bounded rationality», Gigerenzer *et al.* 2002) e impide a los individuos tomar decisiones mediante cálculos de optimización, por más que las consecuencias de dichas decisiones sí puedan aproximarse a los esperados de un comportamiento óptimo. ¿Cómo se puede explicar? Es factible que existan alternativas al razonamiento racional que pueden operar en los límites espaciales y temporales en los que sobreviven los animales. Reglas de toma de decisiones de naturaleza muy sencilla que sorprenden cuando el resultado no difiere en gran medida del esperado por un complicado proceso de optimización del cálculo de costos y beneficios. Se puede ilustrar una regla sencilla con el ejemplo descrito en McLeod *et al.* (1996) sobre el comportamiento de un jugador de béisbol que intentase atrapar una bola después de haber sido golpeada por un bateador. Si su comportamiento fuera el resultado de computar dimensiones físicas, el cerebro del jugador calcularía la trayectoria de la bola y el lugar y momento de llegada al suelo en función de la velocidad inicial y ángulo de salida tras el golpe del bateador, teniendo en cuenta además la velocidad del aire, el rozamiento y el giro de la bolas. Así es como una computadora puede calcular la dirección de la carrera del jugador que debe atrapar la bola y la velocidad con la que debe moverse para que llegue al lugar adecuado en el momento óptimo (al llegar la bola al suelo). Sabemos por experiencia que al atrapar una bola no se realizan cálculos para los que no se dispone de tiempo, ni capacidad de procesamiento mental y ni siquiera de la información necesaria para realizar los cálculos. Y sin embargo, el jugador profesional consigue estar en el sitio adecuado y en el momento adecuado. ¿Qué regla podría emplearse en semejante situación sin que haya tiempo, información ni capacidad de cálculo? Una regla sencilla podría ser por ejemplo moverse adelante o atrás dependiendo de si la bola va a sobrepasarlo o no, manteniendo el ángulo entre su visión de la bola y el suelo en un valor determinado que asegure el encuentro entre la imagen de la bola en el aire y sus manos (McLeod *et al.* 1996). Reglas sencillas como esa permiten que el resultado se aproxime al calculado mediante un modelo de optimización y no son exigentes en términos de computación. La regla es sencilla pero requiere un reajuste constante de la posición. Por eso un jugador que aplique un proceso de racionalidad limitada no conoce el punto exacto de caída de la bola, dado que no realiza ningún cálculo en ese sentido, y no le es posible correr a ese lugar y esperar la llegada de la bola.

La limitación en la capacidad de reunir información y de procesarla no es necesariamente una desventaja. Una regla de decisión sencilla, frugal en términos computacionales, y rápida puede ser tan efectiva como otra derivada de un cálculo completo de los factores involucrados. Los animales disponen de un amplio registro de reglas sencillas adecuadas para situaciones determinadas («rules of thumb», Hutchinson *et al.* 2005; Hutchinson *et al.* 2008) con las que resulta posible aproximarse a soluciones óptimas.

5.6. Optimización del comportamiento en humanos

La optimización del comportamiento en humanos explica por ejemplo el tamaño óptimo de las partidas de caza en función de la frecuencia de aparición de las presas, del coste de capturarlas y del beneficio que reportan al grupo (Kurland y Beckerman 1985; Thomas 2007), la amplitud en el tipo de presas capturadas (Levi *et al.* 2011) o la sensibilidad al riesgo (Winterhalder *et al.* 1999), así como la decisión de transportar las presas enteras al poblado o procesarlas antes de su transporte en función de la distancia al poblado (Metcalf y Barlow 1992; Lupo 2006). El comportamiento en humanos se puede ajustar a la mayoría de las monedas, variables y restricciones descritas en tanto que se apliquen a personas y sociedades primitivas durante actividades de caza, pesca y recolección (véase la revisión de Winterhalder y Smith 2000; y trabajos específicos de Sosis 2001 y Broughton 2002). Algunos modelos de optimización del comportamiento aplicados para investigar la recolección y transporte de alimento a un lugar central requieren, a pesar de ser utilizados con frecuencia, de una aplicación cuidadosa de las restricciones y de las variables que forman dichos modelos. Por ejemplo, el cálculo de la distancia máxima de alejamiento a los lugares de caza o recolección desde un poblado requiere conocer además del contenido energético del alimento y el costo de su transporte, otras variables como por ejemplo la cantidad de alimento que se consume durante el viaje de ida y regreso, si ese alimento se transporta, se recolecta durante el camino o se consume tras el regreso, lo que amplía necesariamente el tiempo sobre el que se calcula la distancia óptima de alejamiento (Houston 2011). Complicaciones adicionales emergen cuando en lugar de alimento, cuyo *valor* para la supervivencia y reproducción se puede expresar en unidades de energía y tiempo, se recolectan y transportan materiales de construcción como por ejemplo piedras (Beck *et al.* 2002), a las cuales se debería asignar una *utilidad* que relacione el esfuerzo (energía y tiempo) empleado en su recolección, preparación y transporte con la mejora de la supervivencia y el valor reproductivo de quienes las utilicen (Houston 2011). En un contexto social y material desarrollados, la abundancia de los recursos disponibles favorece que el comportamiento tienda a satisfacer más que a optimizar la obtención de los recursos (Carmel y Ben-Haim 2005). Como hemos indicado al principio de este capítulo, ambas posibilidades (satisfacer y optimizar) se alternan en función de la oferta de recurso y de la competencia por él. La optimización prevalece en situaciones en las que el recurso es escaso en relación a la necesidad u objetivo del individuo o cuando el acceso al recurso está limitado, mientras que en situaciones de sobreabundancia el comportamiento satisface o sacia más que optimiza la obtención de los recursos.

Un ejemplo que se ajusta a las predicciones de la optimización del comportamiento ha sido descrito para los habitantes de Kiribati en la Micronesia (Thomas 2007) cuando recolectan moluscos en una zona de los atolones (mar exterior, borde y meseta del arrecife, lugares diversos de la laguna interior, etc.). La cantidad de moluscos recolectados al finalizar el día maximiza la tasa neta de obtención de energía, incluyendo el tiempo de viaje. En este ejemplo hay varios niveles de optimización del comportamiento. Según las observaciones de Thomas (2007), la recolección de tridacnas *Hippopus hippopus* que se produce en zonas de poca profundidad tiende a agotar la cantidad del molusco, lo que produce una disminución del valor marginal del lugar, como indica que el tiempo necesario para reunir la cantidad diaria de tridacnas aumenta desde 33 a 171 minutos en visitas sucesivas y en un periodo de varios días. El abandono de una zona de recolección de tridacnas no solo depende del tiempo de viaje para llegar hasta esa zona y de la cantidad de moluscos recolectados en función del tiempo de recolección, tal y como se indica por el teorema del valor marginal. Además, los recolectores aprovechan algunos periodos en los que la marea es muy baja para obtener el molusco en otras zonas que solo entonces son accesibles y en los que el molusco se obtiene a tasas más elevadas, lo que demuestra que el tiempo de permanencia en un lugar tradicional depende no solo de la disminución de su valor marginal debido al proceso de extracción, sino que también depende de la disponibilidad promedio del ambiente, que en el caso de las mareas muy bajas reduce el uso de las zonas tradicionales a favor de zonas con elevada disponibilidad durante un corto período.

Algunos ejemplares de tridacnas no tienen un tamaño suficiente que justifique su recolección y transporte según la optimización del comportamiento, pero los habitantes de Kiribati los recolectan y trasladan a zonas arenosas de las lagunas interiores, donde las entierran y mantienen vivas para ocasiones en las que no puedan salir a recolectar a zonas más expuestas al oleaje. Esta es la justificación principal, pero no la única, como veremos mas adelante. En las zonas arenosas de las lagunas interiores las tridacnas *H. hippopus* crecen y pueden reproducirse, aunque no de la misma manera que en la barrera de arrecifes exterior. Además, el traslado de individuos desde los lugares exteriores puede acelerar el agotamiento de la población de tridacnas en la barrera de arrecife. La segunda razón por la que los recolectores no ignoran las pequeñas tridacnas es que a diferencia de las zonas arenosas de las lagunas interiores, las zonas exteriores no son monopolizables, de manera que en ellas los habitantes de los atolones no pueden regular la actividad extractiva y pueden ser sobreexplotarlas por cualquiera, que además de maximizar la tasa neta de energía obtenida con las tridacnas de tamaño rentable (>40 cm), también puede trasplantar los individuos de pequeño tamaño. Individuos por cierto que en un régimen de explotación sostenible deberían dejarse crecer. Este proceso puede terminar en el agotamiento de las tridacnas *H. hippopus*, debido al crecimiento de la población humana en los atolones (Tomas 2007) y ante la dificultad de gestionar un bien comunal que maximice la tasa neta de obtención de energía a un plazo suficientemente largo como para que la actividad extractiva sea sostenible.

El ejemplo de los recolectores de la Micronesia ilustra una posible consecuencia de maximizar individualmente la tasa neta de obtención de un recurso

comunal. La tragedia de los bienes comunales ya se ha presentado anteriormente como una posible explicación de la optimización del crecimiento de los lumpos en solitario o en grupo, puesto que no es una situación exclusiva de los seres humanos. En general, la aplicación estricta de comportamientos maximizadores a corto plazo en sistemas comunales donde el acceso al recurso no se puede limitar podría desembocar en la sobreexplotación de los recursos. No obstante, la tragedia de los comunes se puede reducir cuando existen mecanismos sociales que limitan la sobre-explotación de los recursos (Capítulo 7). Existen además otras adaptaciones que reducen el efecto de la tragedia de los bienes comunales, entre las que resalta el comportamiento migratorio o de nomadeo, tanto en animales como en humanos, una estrategia que suele ser ignorada para explicar cómo los animales y los seres humanos pueden sobrevivir a situaciones de sobreexplotación. Es notorio por ejemplo el error que se produjo en la gestión social de varias tribus nómadas africanas organizadas en sociedades pastoriles a las que se obligó al abandono del nomadismo a cambio de asignar propiedad individual al territorio y establecer ranchos acotados (Grandin 1987). De esa manera se esperaba evitar, entre otros objetivos, la tragedia de los bienes comunales, al repartir bienes de acceso libre en lotes individuales y de uso privado. Se ignoraba que los habitantes habían aprendido a moverse entre zonas de baja productividad media anual, pero con períodos de alta productividad estacional (Warren 1995), cambiando de zona y adaptándose a un tipo de vida pastoril nómada que permitía maximizar la cantidad de ganado disponible sin exterminar el recurso. Es un sistema parecido al que utilizan los grandes mamíferos africanos para sobrevivir al dilema de los bienes comunales. En resumen, la maximización individual de la tasa de obtención de un recurso comunal no produce inevitablemente el dilema de los bienes comunales.

En la actual *sociedad de la información* al aprovisionamiento de recursos básicos (energía, nutrientes, refugio, reproducción, etc.) se unen comportamientos de búsqueda y obtención de información. La búsqueda o *aprovisionamiento* de información puede realizarse para satisfacer una necesidad sin preocuparse del tiempo o esfuerzo empleados cuando por ejemplo se *navega* por la red telemática sin restricciones, u optimizarse evaluando la cantidad y calidad de la información que se adquiere según el tiempo, energía y otros recursos que se emplean en su obtención y procesamiento. Un ejemplo de optimización de búsqueda telemática es el rastreo de publicaciones en bibliotecas, bases de datos y la elaboración de listas de referencias bibliográficas en función del tiempo empleado en encontrarlas (Sandstrom 1994, 1999, 2001) y que se ajusta al teorema del valor marginal (TVM, ver las Figuras 5.2 y 5.6). Otro ejemplo más frecuente es el uso de la red, en la que con frecuencia los individuos *navegan* por páginas web solo para satisfacer su curiosidad. Sin embargo, en caso de necesidad el individuo suele optimizar la búsqueda y lectura de las páginas web en función del tiempo que se ha empleado en encontrarlas (nótese la equivalencia de este tiempo con el tiempo de viaje de un animal en los modelos de optimización del tiempo de permanencia en una parcela) y de la información que se obtiene de ellas (Pirolli y Card 1999; Pirolli y Fu 2003), en comportamientos que además son compatibles con las predicciones del teorema del valor marginal de un recurso.

La optimización de la búsqueda de información en el ciberespacio asume que los cibernautas actúan racionalmente (Pirolli 2005), pero es una asunción que los avances recientes en el estudio del comportamiento animal cuestionan. Con independencia de que la optimización del comportamiento se base en toma de decisiones racionales o en reglas sencillas que cualquier animal pueda utilizar en situaciones frecuentes (Hutchinson y Gigerenzer 2005b, a), el comportamiento *parece optimizar* la obtención de los recursos en circunstancias de necesidad.

5.7. Resumen

El comportamiento satisface u optimiza la obtención de un recurso en función de su abundancia y de la capacidad de utilizarlo por parte del individuo. La optimización del comportamiento se puede conseguir maximizando la tasa neta de obtención y manejo del recurso, la eficiencia o un valor intermedio entre la tasa neta y la eficiencia, dependiendo de las circunstancias en las que el individuo ejecuta una pauta de comportamiento. Los tipos de comportamiento más frecuentes en los análisis de optimización son la composición de la dieta, el tiempo de permanencia en un lugar y cualquier decisión que incluya el retorno a un lugar central. En todos ellos se debe estimar la diferencia entre el valor del recurso que el individuo ha seleccionado con respecto al valor promedio de ese recurso en el ambiente donde el animal puede desplazarse. La variabilidad temporal y en cantidad del recurso que se puede obtener favorece a los animales que son sensibles a la variabilidad o riesgo, los cuales maximizan la tasa de obtención del recurso *a corto plazo*. Dependiendo de sus reservas y expectativas de obtención del recurso, los individuos sensibles al riesgo evitan las situaciones con alta variabilidad temporal cuando sus reservas son altas y las expectativas bajas. Cuando la variabilidad afecta a la cantidad de recurso, los animales con pocas reservas pueden optar por el riesgo para la obtención del recurso, pero este fenómeno de sensibilidad al riesgo en cantidad de recurso es menos frecuente a la sensibilidad al riesgo temporal.

La optimización del comportamiento en presencia de otros individuos se puede clasificar en dos grandes categorías: economías de agregación (tasa de obtención de recursos aumenta en ciertos tamaños de grupo) y economías de dispersión (tasa de obtención de recursos disminuye con el tamaño de grupo). En una economía de agregación, la tasa de obtención de recursos suele tener un pico máximo a un tamaño de grupo óptimo, aunque los grupos pueden agrandarse hasta llegar al tamaño estable. Sin embargo, grupos mayores que el tamaño estable se consideran dentro de un equilibrio inestable debido a que la tasa de obtención de recursos es menor que si el individuo se alimentara solitariamente. En una economía de dispersión, la presencia de otros individuos induce cambios en la selección del lugar de obtención del recurso, de manera que en circunstancias de renovación constante del recurso y tiempo suficiente para el cambio de lugar se produce una distribución de los individuos entre zonas hasta alcanzar un equilibrio en, por ejemplo, la maximización de la tasa neta de obtención del recurso, lo que se denomina una distribución *libre-ideal* de los individuos. En general, la optimización del comportamiento no suele ser perfecta, lo que se

traduce en una distribución subóptima de los individuos, que ocupan en mayor proporción las zonas con menor cantidad de recurso.

Con independencia de las circunstancias en los que los animales optimizan el comportamiento y de las reglas que maximizan el beneficio obtenido, los modelos de optimización se han revelado como una herramienta útil para investigar el comportamiento. La posibilidad de que el individuo maximice la tasa de obtención de un recurso induce al investigador a plantear tal posibilidad como una hipótesis nula en su trabajo, de manera que es preciso estimar el valor del recurso que el animal intenta conseguir, los tiempo de obtención y manejo y los costes de su obtención, así como su valor marginal y el efecto que puede tener la competencia o simplemente la interferencia con otros individuos del grupo en la optimización del comportamiento. El rechazo de la optimización como hipótesis nula puede llevar a nuevos descubrimientos sobre las restricciones, límites e incluso nuevas reglas de comportamiento, que de manera contraintuitiva pueden revelar pautas de comportamiento subóptimas pero adaptativas.

